



00345

Universidad Nacional Autónoma
de México

4.
22j

Facultad de Ciencias
División de Estudios de Posgrado

"ESTUDIO CROMOSOMICO DE CITOTIPOS EN
SIETE ESPECIES MEXICANAS DE
Echeandia Ort. (Liliaceae)".

FALLA DE ORIGEN
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA VEGETAL)
P R E S E N T A

FRANCISCO JAVIER MARTINEZ RAMON

Directora de Tesis: Dra. Guadalupe Palomino Hasbach

1995



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

ESTE TRABAJO SE REALIZO EN EL LABORATORIO
DE CITOGENETICA DEL JARDIN BOTANICO DEL
INSTITUTO DE BIOLOGIA DE LA UNAM, BAJO LA
DIRECCION DE LA DOCTORA GUADALUPE PALOMINO
HASBACH.

INDICE GENERAL

	Página
Resumen	I
I. Introducción	1
1. La aplicación de la Citogenética en el conocimiento de los Recursos Vegetales	2
2. Cromosomas Mitóticos	5
3. Cariotipo e Idiograma	6
4. Simetría y Asimetría del Cariotipo	7
5. Cromosomas Meióticos	8
6. Cambios Heterocigos Estructurales	8
7. Traslocaciones	9
8. Intercambios Cromatídicos tipo-SAB	9
9. Intercambios Cromatídicos tipo-U	10
10. Citotipos	11
11. Tamaño del genomio	12
12. Taxonomía y Distribución de las Especies de <i>Echeandia</i> Ort.	13
13. Distribución y Endemismo de las Especies Estudiadas	14
14. Citología del género <i>Echeandia</i>	15
15. Investigaciones en <i>Echeandia</i> que se desarrollan en el Laboratorio de Citogenética del JB-IBUNAM	16
16. Hibridación Artificial en <i>E. nana</i>	17
II. Objetivos	19
III. Materiales y Métodos	20
IV. Resultados	27
V. Discusión	31
VI. Conclusiones	38
VII. Bibliografía	40
VIII. Cuadros del Apéndice	49

DEDICO ESTA TESIS

A MARIA DEL CARMEN MARTINEZ RAMON: Por su cariño, su comprensión, y sobre todo por su apoyo en los momentos más terribles de mi vida.

A MIS PADRES; JOSEFINA RAMON Y MAURO MARTINEZ: Por su amor, su ejemplo, y las aspiraciones que depositaron en sus hijos.

A la memoria de mis amigos:

FELIX ARIAS MARTINEZ Y EMILIO AGUILAR GOMEZ: Por su amistad, por su ejemplo de enfrentar la adversidad con valentía y dignidad y sobre todo por compartir los momentos más importantes de mi vida.

No se dice.
Acude a nuestros ojos,
a nuestras manos, tiembla, se resiste.
Dices que esperas -te esperas- desde entonces
y sabes que el adiós es inútil y triste.

Mi madre me contó que yo lloré en su vientre.
A ella le dijeron: tendrá suerte.
Alguien me habló todos los días de mi vida al oído,
despacio, lentamente.
Me dijo: ¡Vive, Vive, Vive!
Era la Muerte.

Jaime Sabines.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Guadalupe Palomino Hasbach directora de ésta tesis.

A los demás miembros del jurado: Dr. Armando García Velazquez, investigador del centro de genética del colegio de postgraduados UACH.

Al Dr. Manuel Uribe Alcocer, investigador del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM.

Al Dr. Luis Eguiarte Fruns, investigador del centro de Ecología de la UNAM.

A la Dra. Isabel Judith Guzmán Rincón, investigador del Instituto Nacional de Investigaciones Nucleares.

A la Maestra en Ciencias Beatriz Ludlow Wiechers, investigador de la Facultad de Ciencias UNAM.

Al M. en C. Abisai Josue García Mendoza, del Jardín Botánico del IBUNAM.

por la revisión y sugerencias hechas al presente trabajo.

Al Dr. Robert W. Cruden, investigador del departamento de Botánica de la universidad de IOWA(USA) por su colaboración en la determinación de los materiales utilizados en el presente trabajo.

A la M. en C. María Rocio Cid Juárez por la edición en computadora de este trabajo.

RESUMEN

En la presente investigación se realizó el estudio cromosómico de 14 poblaciones de 7 especies de *Echeandia*, de los estados de México, Hidalgo, Guerrero y Oaxaca. El número cromosómico para todas las especies y poblaciones, fué de $n=8$, ($X=8$) y $2n=16$. Cada especie mostró un cariotipo distinto. *E. echeandioides*, *E. mexicana*, *E. reflexa* y *E. tenuis* presentaron citotipos diferentes en las poblaciones estudiadas. Se observó variación en cariotipos y citotipos en el número de cromosomas metacéntricos (m), submetacéntricos (sm) y subteloacéntricos (st), en la aparición de 1 a 3 pares de cromosomas heteromórficos en sus cariotipos y en la longitud total de la cromatina (LTC).

Se presentaron cromosomas heteromórficos en 3 pares de *E. echeandioides* 359, 1 par en *E. echeandioides* 360, *E. reflexa* 292 y *E. tenuis* 356, 2 en *E. tenuis* 484. Estas aberraciones cromosómicas estructurales son debidas a deleciones y a traslocaciones desiguales en sus cromosomas.

En el análisis meiótico en las 7 especies se observó variación en el tipo de bivalentes y en 2 citotipos de *E. echeandioides* se observó además la presencia de tetravalentes todos de tipo heteromórficos. En las células madres del polen (CMP) se evidenció que los diferentes citotipos se originaron además por varios intercambios heterocigóticos espontáneos. Estos intercambios, corresponden a traslocaciones intracromosómicas en 1 a 3 pares de cromosomas, determinados en metafase 1 como 1 a 3 bivalentes y tetravalentes heteromórficos observados en las 7 especies de *Echeandia*.

El análisis de anafase 1 (A1) mostró "aberraciones" subcromatídicas en grado menor a las observadas en metafase 1 y correspondieron a (SAB), 1 o 2 puentes sin fragmento, e intercambios cromatídicos tipo-U evidenciados como puente con fragmento. Los SAB fueron más frecuentes, con 1 SAB el porcentaje menor de 2.19% se encontró en el citotipo 321 de *E. echeandioides* y el mayor porcentaje de 18.68% en 359 de *E. echeandioides*; con 2 SAB el porcentaje menor de 0.09% en 321 de *E. echeandioides* y el mayor porcentaje de 7.05% en 359 de *E. echeandioides* presentes en las 14 poblaciones, que los tipo-U el porcentaje menor de 0.18% en *E. hintonii* y el mayor porcentaje de 5.38% en *E. echeandioides* 359 en 12 poblaciones y que son el resultado de un funcionamiento anormal en los quiasmas. En 8 poblaciones se observó la segregación anormal de un cromosoma retardado el porcentaje menor de 0.42% en el citotipo 260 de *E. reflexa* y el mayor porcentaje de 3.17% en el 359 de *E. echeandioides*.

Al cuantificar la viabilidad del polen en las 14 poblaciones, se observó que las que presentaron mayores cambios estructurales en cromosomas mitóticos y mayor número de bivalentes o tetravalentes heteromórficos en metafase 1, "aberraciones" subcromatídicas (1 y 2 SAB) e intercambios cromatídicos tipo-U, y cromosomas retardados son las colecciones que mostraron mayor porcentaje de polen inviable 17.04% en el citotipo 356 de *E. tenuis*; 18.31% en 292 de *E. reflexa*; 22.54% en 482 de *E. pubescens*; 27.46% 484 de *E. tenuis*; 29.35% en 360 de *E. echeandioides* y 32.20% en 359 de *E. echeandioides*.

CUADROS DEL APENDICE

In: Memorias del seminario sobre la investigación genética básica en el conocimiento y evaluación de los recursos genéticos. Jardín Botánico del Instituto de Biología, UNAM. pp. 107-119.

White, M. 1973. *Animal Cytology and Evolution*. Cambridge University (ed.), 961 p.

Wilson, G.B., Sparrow, A.H., Pond, V. 1959. Sub-chromatid rearrangements in *Trillium erectum*. I. Origin and nature of configurations produced by ionising radiation. *Amer. J. Bot.* 46: 309-316.

- Sen, S. 1975. Cytotaxonomy of Liliales. Feddes Repertorium. 86: 255-305
- Sharma, A.K., and Sharma, A. 1959. Recent Advances in the Study of Chromosomal Alteration with Relation to Speciation. Bot. Rev. 25: 514-544.
- Sharma, A.K., and Sharma, A. 1972. Chromosome Techniques. Butterworths London. 575 p.
- Sinhna, S.S.N. y Roy, H. 1979. Cytological studies in the genus *Phaseolus* I. Mitotic analysis in fourteen species. Cytologia. 44: 191-199.
- Sokal, R.R., Rohlf, J.F. 1979. Biometria. H.Blume ediciones, Madrid. 832 p.
- Stace, C.A. 1980. Plant taxonomy and biosystematics. Edward Arnold, Pitman Press, Bath.
- Stalker, H.T. 1980. Utilización de especies silvestres para el mejoramiento de los cultivos. In: Germen Núm. 4: Boletín de intercambio Técnico y Científico de la SOMEFI, A.C. México, 54 p.
- Stebbins, G.L. 1950. Variation and evolution in plants. Columbia Biological Series. Columbia University, Press, New York. 643 pp.
- Stebbins, G.L. Jr. 1963. Variation and Evolution in Plants. 5Th. printing. XIX 643 pp.
- Stebbins, G. 1971. Chromosomal Evolution in Higher Plants. Edward Arnold, London. 215. p.
- Sumner, A.T. 1983. The role of protein sulphhydryls and disulphides in chromosome structure and condensation. In: Kew Chromosome conference II. P.E. Brandham & M.D. Bennett, (eds.) 1-9. George Allen & Unwin.
- Takhtajan, A. 1969. Flowering Plants: Origin and Dispersal. Transl. by Jeffrey, C., Smithsonian Institution. Press, Washington, D.C. 310 p.
- Tamura, M.N. 1990. Biosystematic studies on the genus *Polygonatum* (Liliaceae). I. Karyotype analysis of species indigenous to Japan and its adjacent regions. Cytologia 55: 443-466.
- Thorne, R.F. 1968. Synopsis of a putatively phylogenetic classification of the flowering plants. Aliso. 6: 57.
- Vig, B.K. 1965. Quadripartite nature of chromosome at some meiotic stages of *Aloe vera* L. Curr. Sci. 34 :187-188.
- _____. 1968. Spontaneous chromosome abnormalities in root and pollen mother cells in *Aloe vera* L. Bull. Torrey bot. Club. 95: 254-261.
- Vijayavalli, B. and Mathew, P.M. 1990. Karyomorphology of four morphotypes of *Gloriosa superba* L. from South India. Cytologia 55: 531-533.
- Vovides, P. A. 1985. El papel de los estudios biosistemáticos en los recursos genéticos.

I. INTRODUCCION

México debido a la gran diversidad de condiciones orográficas, climatológicas, geológicas e hidrológicas que presenta, alberga un gran número de especies vegetales (Rzedowski, 1981). Las características geográficas de México, particularmente la topografía y fisiografía, han sido una condición importante que ha favorecido el aislamiento y diferenciación entre poblaciones de la misma especie, al originar gran cantidad de microclimas y al actuar como barreras geográficas. Esta situación ha sido importante para dar lugar a la gran diversidad de plantas y animales que caracterizan a nuestro país (Montes, 1978).

En este sentido los estudios cromosómicos en plantas superiores y que incluyen el análisis de los cromosomas mitóticos y meióticos, contribuyen al conocimiento biológico de los recursos genéticos mediante el estudio de la variabilidad y la determinación de su base genética. Con los estudios cromosómicos también es posible esclarecer la unidad genética de las especies, particularmente cuando se realizan integrados a estudios que permitan determinar la variación morfológica, anatómica, fisiológica o de las diferencias geográficas donde se desarrollan las especies para así establecer su ordenamiento taxonómico (Palomino, 1991b).

La caracterización de genotipos en base a la determinación de sus números cromosómicos, niveles de poliploidía, cariotipos, comportamiento de sus cromosomas meióticos y tamaño del genomio por la cuantificación del contenido de ADN, nos permite determinar si existe variación inter e intraespecífica, conocer sus patrones de divergencia, y dilucidar los mecanismos involucrados en la evolución cromosómica de estas especies. Estos análisis complementados con estudios taxonómicos permiten la determinación precisa de las especies, sus lugares de origen y diversificación (Kenton, 1982).

El conocimiento de los cromosomas y de los mecanismos citológicos implicados en su comportamiento (mitosis y meiosis), así como los procesos de reproducción fueron comprendidos con suficiente amplitud antes del redescubrimiento de las leyes de Mendel. Wilson en 1896 cit. por Lacadena (1988) recopila y sistematiza las ideas que se tenían en esa época sobre la Citología y la Embriología, poniendo de manifiesto lo que tiempo después habría de demostrar la Teoría Cromosómica de la Herencia, cuyos puntos esenciales son:

- 1.- los genes están situados en los cromosomas,
- 2.- su ordenación sobre los mismos es lineal y
- 3.- al fenómeno de recombinación genética le corresponde un evento citológico de intercambio de segmentos cromosómicos.

1. LA APLICACION DE LA CITOGENETICA EN EL CONOCIMIENTO DE LOS RECURSOS VEGETALES.

Los análisis citogenéticos son útiles al taxónomo y al biólogo evolucionista, ya que los habilita para detectar las diferencias entre los taxa (Bennett, 1984; Palomino, 1991b) y para conocer sus patrones de divergencia (Kenton, 1986).

Los datos cromosómicos pueden ser vistos de dos maneras; 1) desde el punto de vista anatómico-morfológico; donde el número cromosómico es tan importante como el número de estambres, carpelos u otro carácter morfológico o químico. 2) desde el punto de vista citogenético; dado que el número cromosómico y su homología determinan el comportamiento en meiosis. Este influye en el comportamiento reproductivo y el patrón de variación de las poblaciones (Vovides, 1985).

El conocimiento del número y morfología de los cromosomas ayuda a determinar los cambios numéricos en los genotipos y a detectar aneuploides y poliploides. La utilidad más importante de los estudios cromosómicos es la detección de niveles de ploidía, la cual es muy frecuentemente entre las plantas vasculares y es un rasgo importante en la evolución vegetal. Estos parámetros también facilitan el entendimiento de los cambios que han operado en la evolución de los cariotipos y que son producidos por rearrreglos cromosómicos como intercambios, inversiones, deleciones, duplicaciones y centroméricos como fusiones y fisiones (García, 1985).

Otra técnica que determina más finamente la estructura cromosómica es el establecimiento de su patrón de bandeo a través de conocer en los cromosomas la disposición de la heterocromatina constitutiva, que generalmente se logra con tinción de Giemsa o utilizando fluorocromos para establecer patrones de bandeo auxiliados de luz fluorescente (Sumner, 1983). Estas técnicas ayudan a la discriminación de cromosomas individuales (Vovides, 1985) y al análisis de los rearrreglos estructurales y la variación en los cariotipos de especies emparentadas (Schwarzacher *et al.*, 1980), o la ubicación del organizador nucleolar (Lacadena *et al.*, 1984). Esta información ha sido relevante para comprender el papel que juegan los rearrreglos cromosómicos en la evolución y especiación de las plantas.

Con los estudios cariotípicos se ha logrado un mejor entendimiento de las relaciones sistemáticas dentro de grupos de plantas. Un ejemplo clásico es la de Avdulov mencionado por Stebbins (1971); Avdulov realizó una reorganización del sistema taxonómico de las gramíneas, en base al análisis de sus cariotipos, anatomía foliar, desarrollo de plántulas, estructura de los granos de almidón y distribución geográfica. Otro ejemplo de la utilidad del

estudio del cariotipo es el caso de las Ranunculaceas; esta familia está dividida en dos tribus con respecto al cariotipo que también concuerda con la morfología vegetativa.

El comportamiento de la meiosis, es necesario para entender las relaciones entre especies silvestres, cultivadas o híbridas en el nivel genómico (Kenton, 1986). Asimismo, con estos análisis pueden determinarse cambios estructurales heterocigóticos producidos por inversiones, intercambios o fusiones cromosómicas (Kenton, 1987) y que alteran la posición del entrecruzamiento y la constitución genética de los gametos. También el estudio del comportamiento de los cromosomas meióticos es importante para distinguir autoploidoides, que generalmente forman asociaciones multivalentes, de los alopoliploides donde se observan bivalentes (Stebbins, 1971). Con el comportamiento de los cromosomas durante la meiosis se obtiene información necesaria para la detección de híbridos y para estudios de fertilidad (Vovides, 1985).

Otro parámetro citológico, de utilidad en la determinación de las relaciones filogenéticas y en el potencial de desarrollo de plantas silvestres y cultivadas, es la cuantificación del contenido del ácido desoxirribonucleico (ADN). Se ha aplicado en muchos estudios filogenéticos y taxonómicos (Bennett y Smith, 1976; Price, 1976; Bennett *et al.*, 1982), la cantidad de ADN por genomio presenta variación inter e intraespecífica en relación con el tamaño cromosómico y la adaptación ecológica de las plantas, es decir los efectos nucleotípicos en la variación del ADN son predecibles y aparentemente de significancia adaptativa en las plantas (Price, 1988). Esta variación no necesariamente refleja un avance evolutivo y se debe a una acumulación de secuencias repetitivas de ADN, que aparentemente no tienen efectos fenotípicos, pero que pueden estar relacionados con el desarrollo, tipo de ciclo de vida, o con la capacidad de adaptación al hábitat en algunas plantas (Grime y Nowforth, 1982). Aunque a la fecha no es claro el mecanismo responsable de las variaciones en el tamaño de los genomios en relación a su distribución geográfica y ecológica es importante considerar éste parámetro en las introducción de nuevas especies de cultivo en localidades apartadas a sus sitios nativos (Kenton, 1986).

En la caracterización de genotipos, también es necesario conocer los sistemas genéticos que operan en las especies en estudio; es decir, los relacionados con mecanismos de reproducción, distribución de los sexos, polinización e incompatibilidad (Kato, 1978), por hibridación o hibridización introgresiva (Stalker, 1980). Para ello se tendrán que considerar barreras reproductivas en la hibridación interespecífica, las cuales pueden dividirse, en barreras preapareamiento (incompatibilidad polen pistilo) y postapareamiento (diferencias en niveles de ploidia, alteraciones por diferencias cromosómicas, etc.). Las barreras postapareamiento pueden determinarse mediante el estudio citológico, lo que permitiría detectar genotipos amortiguadores u homologías cromosómicas, (Stalker, 1980).

Recientemente, a los análisis citológicos se han integrado otros de nivel molecular que favorecen el entendimiento del comportamiento del ADN; es decir, muchos fenómenos que ahora se sabe son producto de cambios a nivel molecular, fueron descubiertos en un principio por observaciones citológicas (Jackson, 1985).

Desde entonces la biología molecular ha revolucionado nuestro entendimiento del genoma, haciendo posible caracterizar y comparar los genomas de las plantas en el nivel más fundamental - las secuencias de su bases de ADN - (Bennett, 1984). Dentro de estas técnicas pueden incluirse la cuantificación de secuencias únicas y repetitivas en el genoma, la composición y proporción de las bases AT:CG, etc. Este tipo de investigaciones se ha enfocado cada vez más a los caracteres genómicos moleculares. Estos resultados pueden ser de valor para entender los procesos moleculares responsables de los cambios evolutivos en plantas (Dover, 1982). De cualquier modo, el impacto de estos y otros estudios genómicos sobre la biosistemática han sido mínimos, hasta ahora, porque (1) Existen pocos trabajos publicados al respecto; y (2) no se ha establecido una correlación hasta ahora, del origen de las especies y la conducta evolutiva de las características del genoma en particular (Rose and Doolittle, 1983). Es importante señalar que el número total de genes mapeados por el análisis genético para todas las 250,000 angiospermas es cerca de 4,000, e incluye a menos de 10 especies (O'Brien, 1982). Cabe señalar que los estudios de mapeo de genes serán importantes contribuciones para la biosistemática de plantas (Chapman, 1981).

La mayoría de la información disponible concerniente a los caracteres biomoleculares del genómio en plantas, y que son de interés biosistemático, se originan como un subproducto de los experimentos hechos por otras razones. Esta situación es improbable que cambie, y de esta manera la adquisición de información genómica puede depender principalmente de la dirección y la extensión de otras investigaciones en plantas como puede ser el involucrar plantas de interés para los agricultores o los científicos (Bennett, 1984).

También habría que considerar, en apoyo de los estudios biosistemáticos y particularmente para el mejoramiento vegetal, la información que brinda la ingeniería genética, con técnicas tan novedosas como el mapeo de la posición de los genes por su localización obtenidas por hibridación *in situ*, y el mapeo de ligamiento génicos que muestran la proporción de la frecuencia de recombinación (Bennett, 1984).

2. CROMOSOMAS MITOTICOS

Los cromosomas mitóticos son observados en células somáticas obtenidas de tejido meristemático, las cuales son sometidas a tratamientos con diversos mitostáticos, fijación y tinción. A partir de estos estudios se obtienen, concretamente, los números cromosómicos (somáticos $2n$ y básicos X) de una planta en particular o de un grupo de plantas relacionadas entre sí (Palomino, 1986), y proveen información en lo que respecta al número básico de grupos de ligamiento génico (X) y cuántas veces éstos se repiten en el genotipo, proporcionando así un indicador sencillo y rápido de la similitud genética gruesa entre poblaciones o especies. El número cromosómico básico (X), es usado generalmente para complementar características morfológicas y es en este sentido un marcador útil (Kenton, 1986).

La información citológica más usual es el conteo cromosómico. Es la única evidencia biosistemática que aparece consistentemente en las floras modernas (Stace, 1980); según este autor, el conteo cromosómico cubre solamente entre 15 a 20% de las plantas vasculares.

Las funciones de los cromosomas son: el almacenamiento, duplicación y transmisión de la información hereditaria de los genes. Esto se lleva a cabo mediante los procesos de la meiosis y la mitosis (Stebbins, 1971; Lacadena, 1988). Es en la metafase mitótica, donde los cromosomas se encuentran completamente condensados y donde es posible distinguir y apreciar su estructura (Lacadena, 1988).

Los cromosomas son clasificados en base a la posición del centrómero o cinetocoro (Stebbins, 1971; John, 1976; Dyer, 1979; Lacadena, 1988) y al índice centromérico o proporción entre los brazos del cromosoma (Levan *et al.*, 1964). En base a esto es posible clasificar a los cromosomas como metacéntricos, si presentan el centrómero en la región media; submetacéntricos, si lo presentan desplazado hacia uno de los brazos, subteloecéntrico, si el centrómero se encuentra en una región muy cercana a la terminal del cromosoma y telocéntricos, cuando presentan el centrómero en la región terminal del cromosoma.

Otras características utilizadas para clasificar a los cromosomas son:

Longitud total (LT), y se refiere a la longitud y diámetro, expresados en micras, del total y cada uno de los cromosomas del complemento.

Longitud relativa (L%), que es la relación que guarda la longitud de un cromosoma particular con respecto a la de los demás y a la total del genómico. Esta es una característica constante y permite la identificación y clasificación del complejo cromosómico. Esta relación o tamaño relativo (L%) de un cromosoma dado dentro del genómico o cariotipo puede ser

estimado como porcentaje con respecto a la longitud total del genomio tomada como 100%. (García, 1990). Esta estimación ayuda a visualizar más claramente las diferencias o similitudes entre cromosomas de genomios o especies diferentes (García, 1990).

Otra estructura utilizada en el análisis cariotípico, como marcadores son los cromosomas con satélite pues en ellos pueden evidenciarse más fácilmente rearrreglos cromosómicos ocurridos en los genomios. El satélite es un segmento largo o corto de ADN ribosómico de un brazo cromosómico, separado del resto del mismo por una constricción delgada, la cual puede ser corta, como la del centrómero o larga como un filamento (Dyer, 1979; Lewis, 1979; García, 1990).

3. CARIOTIPO E IDIOGRAMA

El cariotipo es el conjunto de características de número y forma del complemento cromosómico particular de un individuo o de un grupo de individuos relacionados y es observado normalmente en la metafase mitótica (Dyer, 1979).

Las características del cariotipo de las especies pueden utilizarse, al igual que la morfología externa, para su clasificación taxonómica. El análisis comparativo de los cariotipos puede mostrar las diferencias entre las especies y también puede dar indicios de cómo surgieron estas variaciones en el curso de la evolución. Esto permite detectar las relaciones entre las distintas categorías taxonómicas (García, 1990). Consideraciones sobre cariotipos, en conjunto con distribución geográfica y características morfológicas de la planta en cuestión, permiten interpretar la evolución y filogenia de los organismos sobre una base firme (Stebbins, 1971; John, 1976; Jones, 1977; Dyer, 1979; García, 1990).

El análisis individual y comparativo de los cariotipos requiere de una representación ordenada de los distintos cromosomas del complemento. Con este objeto se han desarrollado dos sistemas.

a) Cariograma: el complejo cromosómico se representa mediante el arreglo de las fotomicrografías o dibujos de cada uno de los cromosomas, los cuales se disponen en pares de homólogos y en series de tamaños decrecientes.

b) Idiograma: cada cromosoma es representado por una línea o barra en la que se indica la posición relativa del centrómero, la localización del satélite y los cromómeros. Esta representación diagramática del cariotipo se integra con la información de varias células de manera que representa al genotipo en estudio.

A fin de establecer el grado de homología entre genomios de grupos o individuos diferentes, o en la identificación de la mutación estructurales en los cromosomas, se realizan comparaciones de sus cariotipos sobre la base de cariograma o de idiogramas (García, 1990).

4. SIMETRÍA y ASIMETRÍA DEL CARIOTIPO

En estudios sobre la evolución de los cariotipos de plantas o de animales emparentados filogenéticamente se busca la manera de conocer las tendencias y los grados de los cambios sufridos en sus cromosomas (García, 1990).

El índice de simetría en estudios cromosómicos, nos permite caracterizar el genotipo de un individuo o de un grupo de individuos relacionados de una especie en particular y nos da base para hacer comparaciones inter e intraespecíficas pues refleja las tendencias y los grados de los cambios sufridos en cada uno de sus cromosomas y en el genomio total de una especie .

La simetría de un cariotipo es la condición en la que los cromosomas son aproximadamente del mismo tamaño y poseen, además, un cinetocoro medio (metacéntricos) o submedio (submetacéntricos). Las variaciones en la asimetría del cariotipo pueden ocurrir por cambios de posición del centrómero, de central (metacéntrico) a subterminal (submetacéntrico) o terminal (telocéntrico), o bien mediante la acumulación de diferencias en tamaño relativo entre cromosomas por translocaciones no recíprocas, lo que origina que el cariotipo sea más heterogéneo. Estas dos tendencias pueden ser o no simultáneas (Jones, 1977; Gupta y Gupta, 1978; Sinha y Roy, 1979; García, 1990). La escuela rusa, G. Levitzky, desarrolló el concepto de simetría-asimetría que ha sido apoyado por Stebbins (1950). Estos términos se refieren a reconocer en los cariotipos tres grados de diferencias entre los cromosomas más largos y los más cortos del complemento y cuatro grados con respecto a la proporción de cromosomas acro o telocéntricos. A partir de estas diferencias en tamaños y relaciones de brazos, se plantean doce categorías o grados de simetría, de las cuales solamente 10 se reconocen en plantas superiores. Los dos restantes se saben ocurren en animales, especialmente en reptiles. Existen varias metodologías para cuantificar la simetría y asimetría de un cariotipo, basados en la proporción de número de cromosomas de tipo metacéntricos, submetacéntricos, subtelocéntricos y telocéntricos; a) el método de Gupta y Gupta (1978); Sinha y Roy (1979), utilizado en el presente trabajo; b) el método propuesto por Romero Zarco (1986).

5. CROMOSOMAS MEIOTICOS

Son observados en las células madres del polen (CMP) contenidas en las anteras de flores juvenes. El análisis del comportamiento de los cromosomas meióticos, proporciona otro indicador de la relación entre especies a nivel genómico y permite establecer el número y posición de los quiasmas en metafase 1, proporcionando el grado de recombinación entre los genomios individuales. Es un parámetro que permite conocer la segregación génica en anafase 1 (A1) de la siguiente generación. Estos conocimientos son indispensables para las investigaciones a cerca de la evolución de las plantas, y la determinación de sus centros de variación y diversificación (Bennett, 1984; Kenton, 1986).

La frecuencia de quiasmas por núcleo (Fq) y el índice de recombinación (IR) tiene importancia en el comportamiento genético de un organismo. Los quiasmas contribuyen al proceso de recombinación genética de un organismo y su frecuencia en una especie se cuantifica en el índice de recombinación que se obtiene de la suma del número de bivalentes en número haploide más el promedio de quiasmas de todos los cromosomas de una célula (White, 1973; Sáez y Cardoso, 1978). El índice de recombinación indica el promedio de bloques de genes segregantes en la división, lo cual permite conocer la variación genética en especies diferentes y en poblaciones de la especie (White, 1973).

6. CAMBIOS HETEROCIGOS ESTRUCTURALES

Las variaciones cromosómicas estructurales, pueden producirse espontánea o artificialmente y, afectan la estructura de los cromosomas en cuanto a la ordenación lineal de sus genes. Una variación cromosómica estructural puede afectar a un solo cromosoma, como ocurre en las deleciones, duplicaciones e inversiones o puede afectar simultaneamente a dos o más cromosoma, como sucede en las traslocaciones (Lacadena, 1988). En las plantas los cambios heterocigóticos estructurales han afectado también los procesos de especiación, jugando un papel evolutivo importante (Stebbins, 1963).

Estos cambios en los cromosomas de las plantas heterocigóticas estructurales, son consecuencia de bivalentes y multivalentes heteromórficos en metafase 1, inversiones o intercambios. En estas aberraciones cuando el sobrecruzamiento ocurre en lugares próximos al centrómero originan puentes anafásicos, en las divisiones meióticas. Y pueden ser de varios tipos: a) ciclo puente-rotura-fusión (McClintock, 1941); b) inversiones de tipo-E (puente en forma de E), (Brandham, 1969); c) Tipo-Y (puente en forma de Y), (Brandham,

1970); d) intercambios cromatídicos tipo SAB (puente), y e) tipo-U (puente + fragmento), (Brandham, 1970).

En el presente trabajo se observaron los cambios heterocigóticos estructurales; por traslocaciones y los tipo SAB y tipo-U; por lo cual se detallan a continuación.

7. TRASLOCACIONES

Se caracterizan por un cambio estructural en el que algunos segmentos cromosómicos, cambian su posición relativa dentro del complemento cromosómico, modificando por lo tanto a los grupos de ligamiento, se clasifican en traslocaciones internas o intracromosómicas, cuando un segmento cromosómico cambia de posición dentro del propio cromosoma. Si el cambio ocurre dentro del mismo brazo, se llama intrarradial; pero si cambia de brazo se conoce como extrarradial. Estos tipos de traslocaciones pueden explicarse por una triple ruptura cromosómica y posterior fusión de los extremos rotos en distinto orden. Las traslocaciones intercromosómicas o simplemente, traslocaciones suceden cuando se produce el cambio de posición de algún segmento que pasa a situarse en otro cromosoma. La trasposición, se presenta cuando un segmento de un cromosoma pasa a otro y es una traslocación recíproca o intercambio, cuando el cambio de segmentos cromosómicos es mutuo entre dos cromosomas que pueden ser homólogos. Los intercambios o traslocaciones recíprocas, pueden ser simétricas o asimétricas, según que los productos del cambio sean cromosomas normales con un centrómero o se originen cromosomas dicéntricos y fragmentos acéntricos, respectivamente. Los fragmentos acéntricos se desintegran en el citoplasma al no incorporarse a ningún grupo anafásico, mientras que los cromosomas dicéntricos pueden originar puentes anafásicos tanto en mitosis como en meiosis (Rieger, 1982; Lacadena, 1981).

8. INTERCAMBIOS CROMATIDICOS TIPO-SAB

Es en la anafase 1 donde ocurre la segregación de centrómeros homólogos a polos opuestos, es donde se observaron irregularidades como puentes con o sin fragmento llamados intercambios cromatídicos. Estos arreglos pueden ser de 2 tipos: SAB y tipo-U.

Los intercambios subcromatídicos (SAB) están caracterizados por la formación de un puente en la anafase 1 que une dos cromátidas homólogas (Brandham 1969; 1970).

Lewis y John (1966) han determinado que estos rearrreglos ocurren espontáneamente en un gran número de especies animales y vegetales. Los puentes subcromatídicos espontáneos han sido observados previamente en *Podophyllum* por Newman (1967); *Aloineae* por Darlington y Kefallinou, (1957) y Vig (1968).

Brandham (1970) observó que ocurren espontáneamente en 104 de 186 plantas en una sección de las Liliaceae, donde involucra invariablemente los brazos largos de los cromosomas largos, pero muy raramente los puentes fueron formados por los brazos largos de los cromosomas cortos. Este autor observó que en muchas plantas se forman frecuentemente más de un puente subcromatídico en algunas células en anafase 1, y el máximo observado en una sola célula fue de 5 en algunos casos los puentes dobles subcromatídicos fueron formados por un solo bivalente. De 104 plantas de *Aloineae* en las cuales espontáneamente los puentes subcromatídicos fueron encontrados, la frecuencia de los puentes alcanza menos del 1% en 26 individuos y más del 10% en 15. En *Aloe aristata* de 3 poblaciones diferentes presentaron 21%, 24%, y 29% y en 3 poblaciones de *Gasteria armstrongii* se observó de 10%, 21% y 27%, respectivamente.

9. INTERCAMBIOS CROMATÍDICOS TIPO-U

Los intercambios cromatídicos espontáneos tipo-U resultan en la producción en anafase 1 de la formación de un puente dicéntrico o un rizo cromatídico junto con un fragmento acéntrico. Los puentes son usualmente el resultado de un rompimiento de los isocromosomas de las cromátidas no hermanas con una inversión o reunión tipo-U (Lewis y John, 1966).

Riley (1959) observó los intercambios tipo-U en 11 de 33 especies de taxa de la tribu *Aloineae* y en los híbridos de *Gasteria*. En *G. verrucosa* x *brerifolia* se observó el 15.4%. De una muestra de 186 plantas de 33 especies se encontró una frecuencia del puente del tipo-U en muchas plantas fue del 1% al 8%, el 10% fue encontrado en *Gasteria multipunctata* y *Haworthia nigra* y el 20% en una planta triploide de *Astroloba pentagona*. En 82 plantas de la tribu *Aloineae* se encontró que 41 plantas no se presentaban y las otras 41 plantas presentaron únicamente puentes cromatídicos del tipo-U.

De las plantas que presentaron ambos tipos de aberraciones (SAB y tipo-U) 31 individuos tuvieron aproximadamente la misma frecuencia en cada uno, 64 tuvieron más

puentes subcromatídicos, pero solo 9 tuvieron un exceso de los puentes cromatídicos del tipo-U. Lo que sugiere que ambas aberraciones cromatídicas y subcromatídicas durante la meiosis son manifestaciones diferentes de los mismos procesos y están asociados con el mal funcionamiento del quiasma.

Cuando se presentan las aberraciones SAB y tipo-U producen configuraciones simétricas o asimétricas. Las reuniones cromatídicas simétricas producen un cruzamiento normal o el intercambio del tipo-U, las reuniones asimétricas en las terminaciones subcromatídicas producen una gama de efectos en anafase 1, incluyendo las cromatidas en forma Y, formando puentes en anafase de la mitosis de polen (Wilson, Sparrow y Pond, 1959).

10. CITOTIPOS

Un citotipo es considerado como las variaciones estructurales o numéricas en los complementos cromosómicos de una especie (Sen, 1975; Araki, 1975; Araki *et al.*, 1976; Brighton, 1976; 1977a, b; 1978; Datia y De, 1990; Christopher y Jacob, 1990; Sakya y Joshi, 1990; Palomino y Vázquez, 1991a). Son ocasionados por aberraciones espontáneas, traslocaciones, intercambios heterocigóticos, o deleciones (Sen, 1973; 1975; Araki, 1975; Araki *et al.*, 1976; Christopher y Jacob, 1990; Sakya y Joshi, 1990). Son evidenciados en metafase 1 (M1) y anafase 1 (A1) de la meiosis. En la M1 se observaron como bivalentes o multivalentes heteromórficos y en anafase 1 por puentes con y sin fragmento ocasionados por aberraciones subcromatídicas (SAB) e intercambios cromatídicos tipo-U (Brandham, 1970; Brandham y Johnson, 1977; Jones *et al.*, 1975; Jones, 1978; Kenton, 1981; Palomino y Vázquez, 1991a).

La presencia de citotipos puede ocurrir en un individuo o en poblaciones diferentes de la misma especie (Brandham *et al.*, 1977; Brighton, 1977a; 1978; Araki, 1985). En las plantas donde su multiplicación es primordialmente por reproducción vegetativa por ejemplo las que se reproducen por apomixis y aquellas capaces de propagarse vegetativamente en forma vigorosa, es común observar variación numérica y estructural que puede originar cariotipos variables entre individuos diferentes (Richards, 1973).

La presencia de citotipos numéricos y estructurales ha sido observada en un gran número de géneros. Sen (1975) observó en el género *Dianella*, una serie de números cromosómicos dentro de un rango de $2n=16$ a $2n=48$. Tamura (1990) llevando a cabo un estudio biosistemático en *Polygonatum* en 13 especies y 10 variedades encuentra una gran

variación intrapoblacional observando en cada especie y población de 2 a 10 diferentes citotipos y Vijayavalli y Mathew (1990) analizando 4 poblaciones de la especie *Gloriosa superba* L. caracteriza en cada una de estas a 4 morfotipos encontrando diferencias cariomorfológicas.

11. TAMAÑO DEL GENOMIO

Otro parámetro que ayuda a definir citotipos en angiospermas es el tamaño del genomio que puede variar en poblaciones de la misma especie (Price, 1976) o también a nivel interespecífico (Barlow y Nevin, 1976; Poggio *et al.*, 1986; 1990; Bennett *et al.*, 1991). Este parámetro puede evaluarse por medio de la Longitud Total de la cromatina (LTC), que se obtiene por medio de las longitudes de todos los cromosomas de un genoma. En este sentido Patil y Chennaveeraiah (1975) y Gupta y Gupta (1978) señalan que en algunos casos las diferencias en la LTC en la misma especie, definen la variación entre los taxa. Varios autores, utilizando el mismo mitostático y tinción de Feulgen en sus materiales, obtienen una estimación exacta del tamaño del genomio, como en los generos: *Allium* (Jones, 1967); *Bulnesia* (Poggio *et al.*, 1986; 1990); *Larrea* y *Pintoa* (Poggio *et al.*, 1990); *Luzula* (Barlow y Nevin, 1976); *Lolium* (Rees & Jones, 1967); *Triticinae* (Pegington & Rees, 1970), y *Lathyrus* (Rees & Hazarika, 1969). Estos resultados muestran que la LTC está positivamente correlacionado con el contenido de ADN de los genomios, como lo han mostrado Barlow y Nevin (1976) de *Luzula*, Poggio *et al.*, (1986; 1990) en *Bulnesia*; *Larrea*, y *Pintoa*, donde está positivamente correlacionado con la longitud total de la cromatina (LTC) y el volumen de los cromosomas (Rees *et al.*, 1966; Bennett *et al.*, 1983). En 5 generos de angiospermas, Barlow y Nevin (1976) observaron que el volumen nuclear esta positivamente correlacionado con el contenido de ADN. En 22 especies de *Allium*, se observó una correlación de $r = 0.97$; en 8 especies de *Luzula* de $r = 0.99$; en 18 especies de *Lathyrus* de $r = 0.93$; en 3 especies de *Lolium* de $r = 1.0$; y en 9 especies de *Triticinae* de $r = 0.98$.

En 7 especies del género *Bulnesia*, Poggio *et al.* (1986) encuentran que el contenido de ADN esta positivamente correlacionado con la longitud cromosómica (LTC) de $r = 0.99$.

La medición del contenido de ADN nuclear a través de una respuesta espectrofotométrica de absorvancia del ADN es una técnica más precisa para conocer el tamaño del genomio, y se convierten a picogramos (pg) por comparación con núcleos de *Hordeum vulgare* var. *sultan*.

El contenido de ADN varía en un rango de 100 veces entre las angiospermas. Las variaciones en el contenido de ADN entre plantas de la misma especie con el mismo nivel de ploidía, se deben a duplicaciones de sus genomios (Price, 1976), y al "efecto nucleotípico" que involucra principalmente secuencias de ADN repetitivas, que no codifican funciones. Es el efecto del ADN en el fenotipo además del que codifica funciones y tiene influencia en el desarrollo de varios parámetros celulares como son el tamaño de los cromosomas, el volumen nuclear y celular, la duración del ciclo mitótico y meiótico (Bennett, 1972). La selección natural opera en algunos de estos fenómenos e influencia los patrones inter e intraespecíficos del contenido de ADN y la adaptación ecológica de las plantas, es decir los efectos nucleotípicos en la variación del ADN son predecibles y aparentemente de significancia adaptativa en las plantas (Price, 1988).

La variación en el contenido de ADN no es al azar y existen patrones evolutivos en las plantas donde se han observado estas diferencias. Estos estudios han mostrado que aún cuando los cariotipos pueden ser constantes dentro y aún entre géneros relacionados, el contenido de ADN y como consecuencia el tamaño del genoma varían enormemente (Kenton, 1986).

Bennett (1972) revisando el tamaño del genoma en 271 especies de plantas anuales y perennes (Monocotiledoneas y Dicotiledoneas) encuentra variaciones interespecíficas en el tamaño de sus genomas y encontró una correlación entre las formas de crecimiento en estas plantas y su contenido de ADN. Se conoce que la variación en el contenido de ADN afecta el desarrollo y ha sido demostrado en varios grupos de plantas que está correlacionado con la distribución geográfica y la perennialidad; tendiendo las plantas anuales a tener un genomio más pequeño, mientras que las perennes presentan genomios de mayor tamaño Price (1976).

Estudios de patrones de variación en el contenido de ADN entre especies relacionadas y dentro de una misma especie como en *Microsteris douglassii*, *M. bigelovii* y *Zea mays* sugieren que la cantidad de ADN tienen significancia adaptativa y están sujetos a selección natural (Price, 1991).

12. TAXONOMIA Y DISTRIBUCION DE LAS ESPECIES DE *Echeandia* Ort.

La taxonomía de estas plantas es complicada y ha ido variando con el tiempo. En los numerosos sistemas de clasificación de las plantas con flores que han sido publicados la mayoría de los autores consideran al género *Echeandia* en la familia Liliaceae (Hutchinson,

1959; Takhtajan, 1969; Cronquist, 1968; y Thorne, 1968). Sin embargo en un trabajo extensivo de las monocotiledoneas Dahlgren *et al.* (1985) coloca al género *Echeandia* en la familia Anthericaceae.

Uno de los investigadores que en los últimos años se ha dedicado exhaustivamente al estudio sistemático del género *Echeandia* es el Dr. R. Cruden, quien separa a especies que anteriormente se encontraban ubicadas en los géneros: *Anthericum*, *Chlorophytum*, *Hagenbachia*, *Phalangium* y *Trachyandra* y las considera nuevas especies de *Echeandia*. Asimismo este autor propone nuevos taxa y combinaciones para el género (Cruden, 1981; 1986a; 1986b; 1987; 1993). A partir de estas investigaciones Cruden y McVaugh (1989) consideran cerca de 90 especies para *Echeandia* en América, que están distribuidas desde Arizona, Nuevo México y Texas hasta Argentina y Chile. De estas especies 60 han sido descritas para las floras Mexicana y Centroamericana. Muchas de estas son especies endémicas y en México se han determinado 19 (Cruden, 1986a; 1987; 1993; 1994; Cruden y McVaugh, 1989), entre las que se encuentran *E. echeandioides*, *E. montealbanensis*, que se incluyeron en estas investigaciones.

México es considerado el centro de origen y evolución de este género (Cruden, com. pers.). Este autor en base a sus investigaciones ha propuesto tres centros de origen y diversificación en nuestro país. El primero localizado en la Sierra de Pachuca en el estado de Hidalgo; el segundo en la Sierra Madre occidental en los estados de Jalisco, Nayarit y Colima y el tercero ubicado en la Sierra Madre del Sur en los estados de Guerrero, Oaxaca y Chiapas.

Las especies de *Echeandia* se distribuyen principalmente en zonas boscosas de pino o pino-encino (entre los 100 y 3300 metros sobre el nivel del mar). También se encuentran en otros habitats como llanos, bosques de juniperus, pino-roble-liquidambar, vegetación tropical decidua, matorral xerófilo, pastizal y áreas perturbadas (Cruden, 1981; 1986a y b; 1987; 1993; 1994) Cruden and McVaugh (1989). Es importante señalar que en este trabajo se sigue la nomenclatura propuesta por Cruden.

13. DISTRIBUCION Y ENDEMISMO DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS.

Las especies estudiadas en el presente trabajo constituyen un grupo heterogéneo, que nunca se habían estudiado citogenéticamente y se localizan en los siguientes estados: *E. echeandioides* endémica de la parte central de México. (Cruden, 1994)(Figura 1a. A). *E. hintonii* ampliamente distribuida en el estado de Guerrero (Cruden com. pers.).

E. mexicana y *E. reflexa* tienen su centro de origen y diversificación en el estado de Hidalgo (Cruden com. pers.) (Figura 1a. B, C y D). *E. pubescens* y *E. tenuis* se encuentran ampliamente representadas en el estado de México (Cruden com. pers.) y *E. montealbanensis* endémica del área de Montealban, estado de Oaxaca (Cruden, 1993).

14. CITOLOGIA DEL GENERO *Echeandia*

De cerca de 90 especies que conforman el género *Echeandia*, se han informado un total de 48 números cromosómicos para 33 de ellas e incluyen, $n=8$ ($2n=16$), $n=16$ ($2n=32$), $n=24$ ($2n=48$), $n=32$ ($2n=64$), $n=40$ ($2n=80$) y $n=48$ ($2n=96$) (Cuadro 1, apéndice). En estos informes el $n=8$ es el más frecuente y se observó en 22 taxa, mientras que los números poliploides de $n=16$, $n=24$, $n=32$, y $n=40$, se presentaron en 2 taxa cada uno (Cuadro 1, apéndice).

A partir del análisis de los números cromosómicos publicados se ha propuesto el número básico de $X=8$ para el género por Palomino y Romo (1988). Existen pocos análisis cariotípicos para las especies de *Echeandia*. Los cariotipos informados a la fecha para las especies de *Echeandia* son asimétricos conformados por cromosomas metacéntricos (m), submetacéntricos (sm) y subtelocéntricos (st).

Un aspecto relevante es que los cariotipos de todas las poblaciones de estas especies presentan constantemente en sus complementos diploides, 2 pares de cromosomas con constricciones secundarias o satélites variando en la forma, tamaño y posición de los cromosomas donde se presentan. Palomino y Romo (1988) informan el cariotipo de *E. leptophylla* (= *E. flavescens* (Benth) (Cruden) y de *E. nana*, constituido en ambas especies de $2m + 4sm + 2st$ y la presencia de dos pares de satélites en dos pares de subtelocéntricos.

Otros autores han evidenciado variación inter e intraespecífica en los cariotipos de algunas especies de *Echeandia*. Romero (1988) analizando 5 poblaciones de *E. leptophylla*, observó en 4 de ellas únicamente plantas hexaploides de citotipos variables en la proporción de metacéntricos (m), submetacéntricos (sm), y subtelocéntricos (st). Este autor evidencia en 2 de estas poblaciones hexaploides plantas aneuploides con $2n=47$ y 49 . En una población de *E. leptophylla* del estado Hidalgo Romero (1988) encuentra una serie poliploide, en la que observó plantas diploides $2n=16$ (5.5%), tetraploides $2n=32$ (27.7%) y hexaploides $2n=48$ (66.6%).

También es importante la evidencia de citotipos en número o estructura informados en algunas especies de *Echeandia*. Los citotipos hexaploides en *E. leptophylla* analizados por Romero (1988) se originaron básicamente por rearrreglos cromosómicos como inversiones y fueron evidenciados en metafase 1 (M1) por la presencia de bivalentes de tipo heteromórfico ó univalentes y en anafase 1 (A1) por la presencia de uno o varios puentes. Este autor también observó anafases con 1 y 2 cromosomas retardados y 1 a 3 fragmentos.

Martínez (1988) también determinó la presencia de 2 citotipos al analizar 8 poblaciones de *E. nana*. El primero en las plantas de 4 poblaciones localizados en la parte oriental de la sierra de Pachuca (Edo. de Hidalgo) con un citotipo de $4m + 4sm$, con un par de cromosomas submetacéntricos con satélites. El segundo en las plantas de 4 poblaciones de la parte occidental de la sierra de Pachuca y que presentó un cariotipo de $3m + 5sm$, con dos pares de cromosomas con satélites, un par de metacéntricos y un par de submetacéntricos.

15. INVESTIGACIONES EN *Echeandia* QUE SE DESARROLLAN EN EL LABORATORIO DE CITOGENETICA DEL JB-IBUNAM.

En la Flora Mexicana se encuentran ampliamente representadas la mayoría de las especies de *Echeandia*, y muchas de ellas son endémicas de nuestro país (Cruden, 1986a; 1987). Debido a esta diversidad México, ha sido considerado el centro de origen y diversificación del género (Cruden com. pers.). En base a esto, el Laboratorio de Citogenética del Jardín Botánico de la UNAM en colaboración con el Dr. R. Cruden del Departamento de Botánica de la Universidad de Iowa, llevan a cabo un proyecto interdisciplinario para caracterizar los genotipos de las poblaciones de estas especies (en base a sus cariotipos y al comportamiento de sus cromosomas meióticos) para determinar las variaciones cromosómicas inter e intraespecíficas y las causas que la originan.

También se han iniciado cruzamientos entre las poblaciones de algunas de las especies y cuantificado la cantidad total de ADN en sus genotipos, para analizar la variación, en sus genomas. Estas investigaciones permitirán entender las relaciones filogenéticas entre las especies del género, apoyar su revisión taxonómica e integrar con esta información estudios biosistemáticos en *Echeandia*.

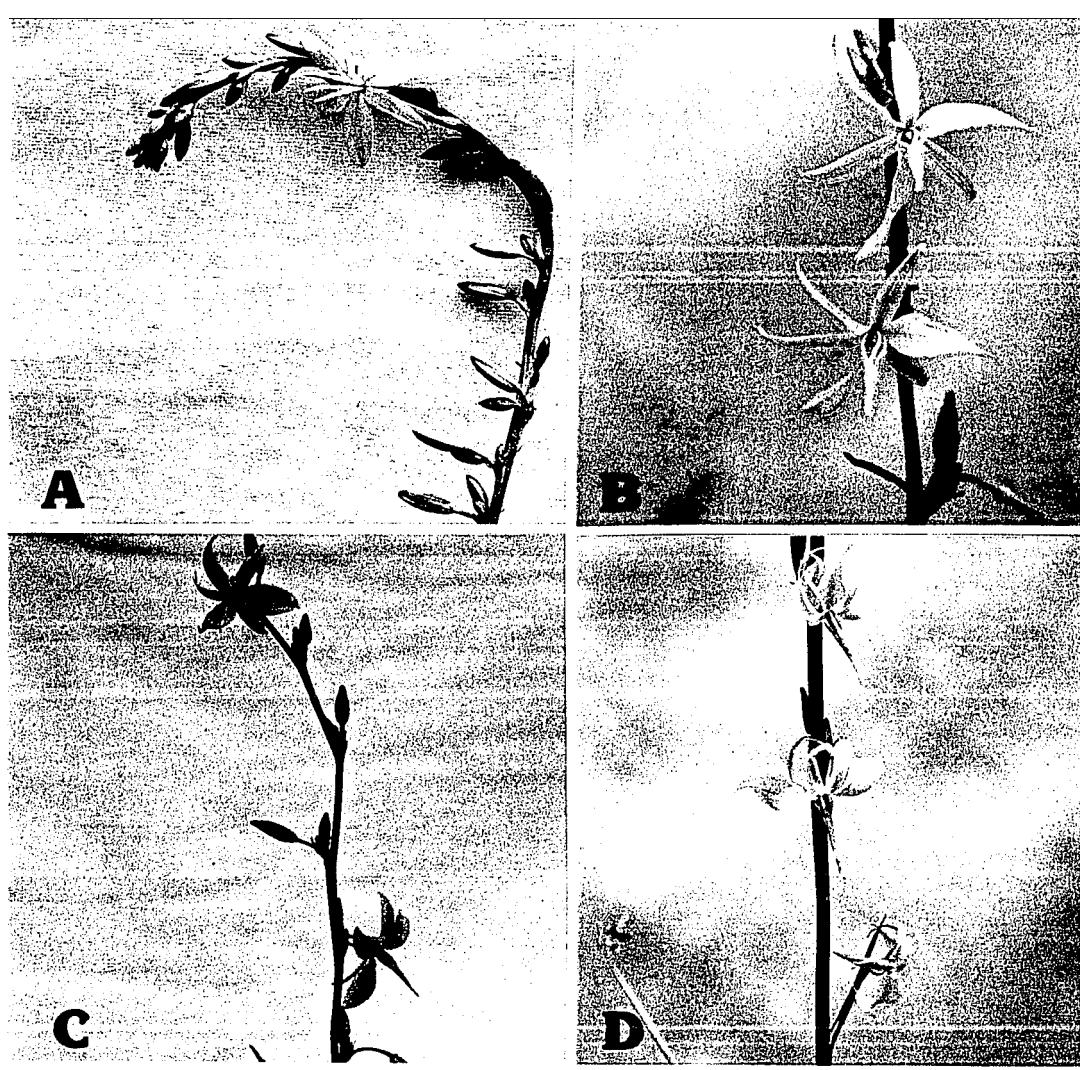


Figura 1a. Escapos con botones florales de *Echeandia*. (A) *E. echeandioides* 321, localidad Guerrero. (B) *E. mexicana* 357, localidad estado de México. (C) *E. mexicana* 284, localidad Hidalgo. (D) *E. reflexa* 290, localidad Hidalgo.

16. HIBRIDACION ARTIFICIAL EN *E. nana*.

Cruden (1994) propone que en algunas especies de *Echeandia* presentan hibridación interespecífica, basado en estudios comparativos de sus características morfológicas. Sin embargo no se han publicado resultados al respecto.

En el Laboratorio de Citogenética (IBUNAM), se han iniciado investigaciones preliminares en cruzamientos pertenecientes a 8 poblaciones de *Echeandia nana* donde se caracterizaron citogenéticamente dos citotipos. El citotipo A conformado por $6m + 2sm$ en 4 poblaciones de la parte occidental de la sierra de Pachuca del Estado de Hidalgo y el citotipo B= $3m + 5sm$ en 4 poblaciones de la parte oriental de la Sierra de Pachuca.

Se realizaron 233 cruzas entre las 8 poblaciones de *E.nana*. De ellos, 68 correspondieron a cruzamientos entre los citotipos AxA, 67 a BxB y 98 de AxB. En estas cruzas se consideraron fértiles cuando las flores polinizadas producían frutos normales y 38 semillas, parcialmente fértiles cuando se producía frutos con menos de 38 semillas y estériles cuando no se producían frutos.

De los cruzamientos entre los genotipos AxA fueron fértiles el 75%, entre el genotipo BxB el 77.61% y entre los genotipos AxB únicamente el 14.29% fueron parcialmente fértiles.

Tabla 1. Cruzas intraespecificas en 2 citotipos de *E. nana* $2n = 16$.

CITOTIPOY Nº DE COLECTA $\sigma \times \varnothing$	FLORES POLINIZADAS	SACOS	SEMILLAS	
		EMBRIONARIOS FERTILES	CAPSULA	TOTAL
(AxB)436x432	1	0	0	0
(AxB)436x430	1	0	0	0
(AxB)437x446	2	0	0	0
(AxB)439x242	2	0	0	0
(AxB)439x429	2	1	28	28
(AxB)437x242	3	1	28	28
(AxB)436x431	4	0	0	0
(AxB)435x432	6	0	0	0
(AxB)437x432	7	0	0	0
(AxB)437x429	7	2	28	56
(AxB)439x431	10	0	0	0
(AxB)436x433	11	2	28	56
(AxB)436x446	12	5	28	140
(AxB)436x429	30	3	28	84
(AxA)446x446	2	2	38	76
(AxA)439x439	8	6	38	228
(AxA)437x437	10	8	38	304
(AxA)435x435	14	11	38	418
(AxA)436x436	34	24	38	912
(BxB)430x446	4	3	38	114
(BxB)430x429	6	5	38	190
(BxB)429x429	57	44	38	1672
TOTAL	233	117		

Tabla 2. Cruzas intraespecificas en 8 poblaciones de *E. nana* $2n = 16$.

CITOTIPOS $\sigma \times \varnothing$	FLORES POLINIZADAS	SACOS EMBRIONARIOS FERTILES	
		TOTAL	%
AXB	98	14	14.29
AxA	68	51	75.00
BxB	67	52	77.61
TOTAL	233	117	

II. OBJETIVOS

En base a los antecedentes mencionados, esta investigación tuvo como objetivos:

OBJETIVO GENERAL: Estudiar el comportamiento cromosómico de 14 poblaciones de 7 especies de *Echeandia echeandioides*, *E. hintonii*, *E. mexicana*, *E. montealbanensis*, *E. pubescens*, *E. reflexa*, y *E. tenuis*.

OBJETIVOS PARTICULARES:

- 1.- Obtener los números cromosómicos somáticos ($2n$), gaméticos (n) de las especies señaladas para corroborar el número básico (X) para el género.
- 2.- Elaborar los cariotipos de cada una de las especies y poblaciones para establecer similitudes y diferencias inter e intraespecíficas.
3. Determinar el patrón de comportamiento de los cromosomas meióticos en 14 poblaciones de las especies estudiadas, analizando el tipo de bivalentes (IIs), el promedio de quiasmas por núcleo (Fq) y el índice de recombinación (IR) en metafase 1 (M1). Así como la distribución cromosómica en anafase 1 (A1) y la fertilidad de polen en cada una de ellas.
4. Determinar en base a estos estudios los rearrreglos cromosómicos y el papel que han jugado en la variación de los cariotipos de las especies estudiadas.
5. Proporcionar información citológica para integrar estudios taxonómicos, biosistemáticos y filogenéticos en *Echeandia*.

III. MATERIALES Y METODOS

En este estudio se analizaron 14 poblaciones de las siguientes especies: *Echeandia echeandioides* Cruden (= *Anthericum echeandioides* Baker), endémica de la parte central de México (Figura 1a. A); *Echeandia hintonii* Cruden, del estado de Guerrero; *Echeandia mexicana* Cruden, de los estados de Hidalgo y México (Figura 1a. B y C); *Echeandia montealbanensis* Cruden, endémica de montealban, estado de Oaxaca; *Echeandia pubescens* Cruden, del estado de México; *Echeandia reflexa* Cruden (= *Anthericum reflexum* (Cav.) Rose, del estado de Hidalgo (Figura 1a. D) y *E. tenuis* Cruden (= *Anthericum tenue* Weatherby)(= *Anthericum leptophyllum* Benth. var. *tenue* (Weatherby) del estado de México (Cuadro 1, Figura 1).

REVISION DE LOS EJEMPLARES DE HERBARIO: Se estudiaron con detalle los ejemplares de las especies incluidas en estas investigaciones pertenecientes a las colecciones del Herbario Nacional MEXU de la UNAM y de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB-IPN), para establecer las localidades donde podrían ser colectadas estas plantas.

SELECCION DE ESPECIES Y POBLACIONES: Cabe señalar que en las áreas donde se colectaron las poblaciones y especies estudiados, conviven con ellas 2 a 3 especies más, pero se seleccionaron: a) únicamente las que estaban perfectamente determinadas taxonómicamente por el Dr. Cruden; b) las poblaciones de la misma especie colectadas en los estados de Guerrero, Hidalgo, México, y Oaxaca.

IMPORTANCIA DE LAS AREAS DE ESTUDIO: Las colectas de las 7 especies estudiadas fueron exhaustivas en los estados de Hidalgo donde se localiza uno de los centros de origen y diversificación para algunas especies de *Echeandia* entre las que se encuentran *E. mexicana* y *E. reflexa*, (Cruden, 1981; 1986a; 1987; com.pers.); Cruden y McVaugh (1989) (Figura 1a. B, C y D). Las áreas boscosas de los estados de México y Guerrero fueron seleccionadas para colectar poblaciones de las 7 especies de *Echeandia*, en base a la distribución que presentan de acuerdo a Cruden (1981; 1986a; 1987; com. pers.); Cruden y McVaugh (1989) y a la información obtenida de la revisión de los ejemplares de herbario (MEXU y ENCB-IPN). *E. echeandioides* fue colectada en la parte central de México dado que es considerada por Cruden (1994) endémica de esta región. *E. hintonii* se colectó en Guerrero, pues se distribuye en este estado (Cruden com. pers.). *E. mexicana* y *E. reflexa* se colectaron en Hidalgo, donde Cruden (com. pers.) considera que se ubica su centro de

Cuadro 1. Datos de colecta de las 14 poblaciones de 7 especies de *Echeandia* estudiadas

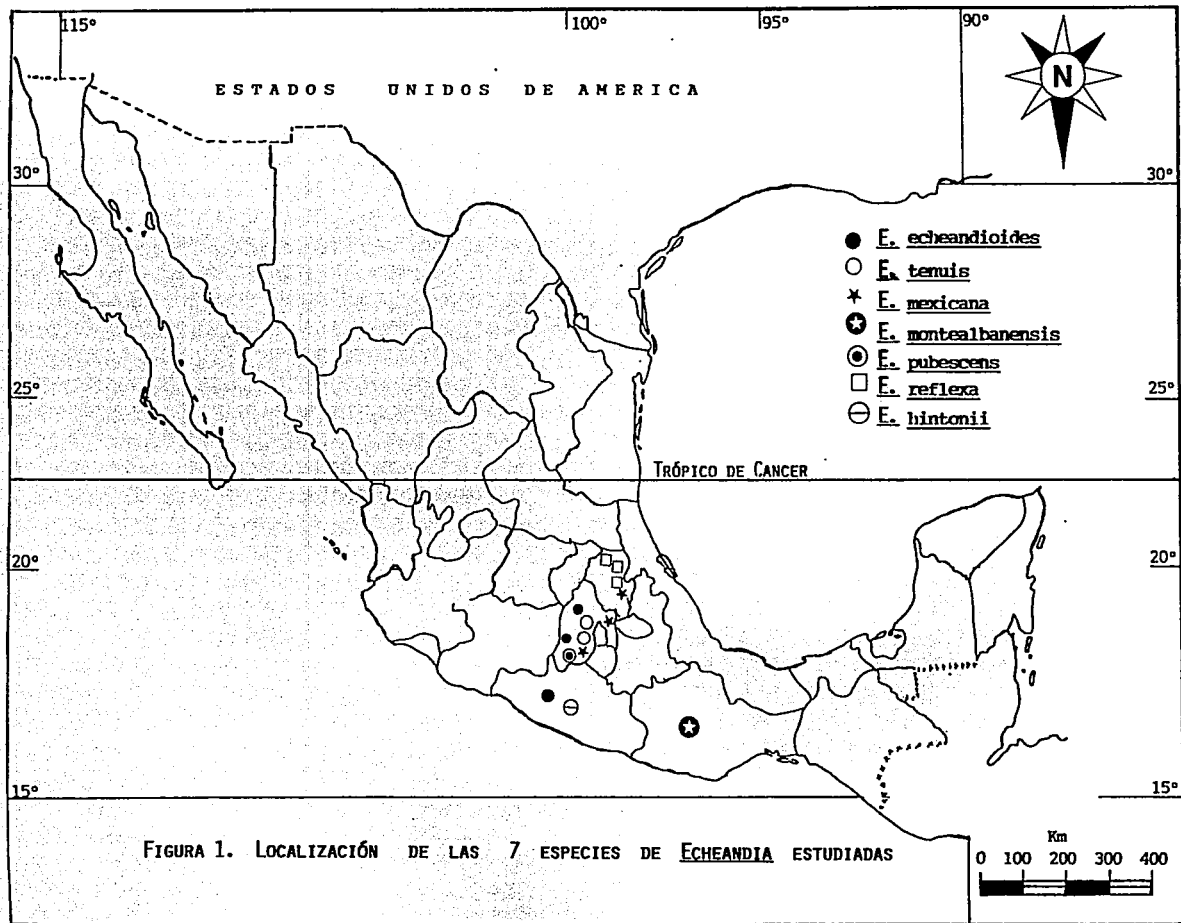
ESPECIE	COLECTOR	# DE COLECTA	LOCALIDAD
<i>E.echeandioides</i>	G.Palomino J. Martínez	359	43 Km. de Toluca a Temascaltepec 1850 msnm Edo de México, 1986, 1987, 1988
<i>E.echeandioides</i>	G.Palomino, J. Martínez	360	2.6 Km. Temascaltepec a Valle de Bravo; 1800 msnm, Edo de México, 1896, 1987 y 1988
<i>E.echeandioides</i>	G.Palomino, J. Martínez	321	33 Km, Chilpancingo a Chichihualco. 2350 msnm, Edo. Guerrero.1986, 1987 y 1988.
<i>E.hintonii</i>	G.Palomino	308	De Chilpancingo a Acapulco 3 Km. de la desviación a Agua de Obispo. 1100 msnm. Edo. Guerrero. 1986, 1987 y 1988.
<i>E.mexicana</i>	G.Palomino, J. Martínez	236	Cerro de Tetzcutzingo, "Baños de Netzahualcoyotl". 2650 msnm. Edo. México. 1986, 1987 y 1988.
<i>E.mexicana</i>	G.Palomino	357	4 Km. Temascaltepec, Valle Bravo. 2000 msnm. Edo. México. 1986, 1987 y 1988.
<i>E.mexicana</i>	G.Palomino, J. Martínez	284	67 Km. de Atotonilco a Molango. 2000 msnm. Edo. Hidalgo. 1986, 1987 y 1988
<i>E.montealbanensis</i>	Abisaf García	4015	Monte Alban.2000 msnm. Edo. Oaxaca 1986.
<i>E.pubescens</i>	J.Martínez	482	4 Km. Temascaltepec a Valle de Bravo. Edo. México. 1989, 1990 y 1991
<i>E.reflexa</i>	G. Palomino, J. Martínez	260	8 Km. de Jacala a Zimapan. 1610 msnm. Edo. Hidalgo. 1986, 1987 y 1988.
<i>E.reflexa</i>	G.Palomino, J. Martínez	290	3 Km. de Molango a Zacualtipan. 1 Km. de la desviación a Eloxochitlan. 1500 msnm. Edo. Hidalgo.1986, 1987 y 1988
<i>E.reflexa</i>	G.Palomino, J. Martínez	292	13.5 Km. de Molango a Zacualtipan. 1500 msnm. Edo. Hidalgo. 1986, 1987 y 1988
<i>E.tenuis</i>	G.Palomino, J. Martínez	356	21.3 Km. Temascaltepec a Tejupilco. 2000 msnm. Edo. México. 1986, 1987 y 1988.
<i>E.tenuis</i>	G.Palomino, J. Martínez	484	4 Km. Temascaltepec a Valle de Bravo. Edo. México. 1989, 1990 y 1991

origen y diversificación. *E. pubescens* y *E. tenuis* se encuentran ampliamente representadas en el estado de México Cruden (com. pers.). *E. montealbanensis* fue colectada en el área, de Montealban estado de Oaxaca, donde es considerada endémica de esa región (Cruden, 1993) (Figura 1 y Cuadro 1).

MUESTREO: Los miembros de las poblaciones de las especies de *Echeandia* no forman vegetaciones clímax o dominantes sobre áreas de extensión considerable, y sus poblaciones son relativamente pequeñas (10-30 individuos). En el presente trabajo estudiamos a todos los individuos de la población, cuando estaban constituidas por 10 individuos, como fueron los casos: de *E. hintonii* 308, *E. pubescens* 482, *E. tenuis* 356, 484 y *E. montealbanensis* 4015. En las poblaciones donde se encontraron más de 30 individuos, el tipo de muestreo fue crítico y en estos casos se seleccionaron 15 individuos de cada una de las localidades, tomando en cuenta los siguientes aspectos: a) los individuos más vigorosos; b) que presentaran escapos con botones juvenes para el análisis meiótico y viabilidad de polen. En este tipo de muestreo se incluyeron: las poblaciones de; *E. echeandioides* 359, 360 y 321 (Figura 1a. A). *E. mexicana* 236, 357, y 284 (Figura 1a. B y C) y *E. reflexa* 260, 290, y 292 (Figura 1a. D).

NUMERO DE PLANTAS COLECTADAS: Se colectaron 10 a 15 individuos por población y de ellos, 3 individuos por localidad fueron prensados para elaborar los ejemplares de herbario y ser determinadas taxonómicamente por el Dr. W. Cruden. Posteriormente se depositaron en el Herbario Nacional (MEXU). De las plantas colectadas, 4 a 7 se mantuvieron vivas para el análisis cromosómico y de viabilidad de polen. Las plantas de las diferentes localidades fueron transplantadas a macetas con tierra rica en materia orgánica y vermiculita, y se mantienen vivas en los invernaderos del Jardín Botánico del IBUNAM. Estas plantas se fertilizaron y fumigaron para mantenerlas en buenas condiciones de crecimiento y floración, y facilitar la observación de cromosomas mitóticos y meióticos. Estos se observaron en meristemos radicales de raíces secundarias en división celular activa y en anteras de botones florales juvenes, respectivamente.

PRETRATAMIENTO: El mitostático empleado para la observación de cromosomas mitóticos en todas las especies de *Echeandia* estudiadas fue el paradichlorobenceno (PDB) a solución saturada y a una temperatura de 4°C. El PDB se aplicó con la finalidad de inhibir la formación del uso acromático y coleccionar el mayor número de metafases mitóticas para obtener los cromosomas en nivel óptimo de contracción y nitidez en su morfología (Sharma *et al.*, 1972). Cabe señalar que previo a seleccionar el



PDB como mitostático se probaron otras sustancias que tienen el mismo efecto como son: 8-hidroxiquinoleína y el alfa-bromo-naftaleno, soluciones acuosas saturadas. La respuesta de los cromosomas de las especies de *Echeandia* con estos 2 mitostáticos fue semejante en cuanto a contracción de los cromosomas, es decir las especies con cromosomas grandes o pequeños no alteraron su tamaño ni contracción. Sin embargo se decidió utilizar el PDB debido a que con este mitostático los cromosomas de las especies de *Echeandia* mostraban más nitidez en sus características morfológicas. Se analizaron de 4 a 5 individuos por población. Las raíces de 1.5 a 3.0 cm. se cortaron y pretrataron 5 hrs., en solución acuosa saturada de Paradiclorobenceno (PDB) a 4°C y en oscuridad.

FIJACION: Transcurrido el tiempo de pretratamiento las raíces fueron fijados en Farmer 3:1 v/v alcohol: ácido acético y almacenados al menos entre 24 a 48 hrs.

HIDROLISIS: Después de la fijación, las raíces fueron lavadas y después se hidrolizaron en HCL 1N durante 8 minutos a una temperatura de 60°C.

TINCION: La tinción de los cromosomas se realizó en una solución de Feulgen colorante específico para el ADN durante seis minutos, tiempo suficiente para que las puntas tomaran un color violeta (Sharma y Sharma, 1959).

ELABORACION DE PREPARACIONES: Los ápices radicales teñidos fueron cortados y colocados en un porta objetos, agregando una gota de solución colorante de Aceto-orceína al 1.8%. Estas laminillas se hicieron permanentes con el método del hielo seco propuesto por Conger y Farirchield (1953), deshidratadas en alcohol y montadas en Bálsamo de Canadá.

ANALISIS DE PREPARACIONES: Una vez obtenidas las laminillas permanentes, se analizaron con datalle, seleccionandose de cada individuo de 10 a 20 células para obtener sus fórmulas cromosómicas. Si no se encontraba variación cariotípica en cada una de ellas, se seleccionaron los mejores campos de 20 células de 4 a 5 plantas por población de las 7 especies estudiadas. Las mejores células fueron fotografiadas en un FOMI II.

CLASIFICACION DE LOS CROMOSOMAS: Los cromosomas de las células seleccionadas se dibujaron mediante la proyección de los negativos en un proyector de transparencias. A partir de las microfotografías y de las fotografías así obtenidas, se clasificaron los cromosomas de acuerdo a la posición del centrómero. Los cromosomas con

satélites fueron estructuras especialmente útiles para homologar los pares cromosómicos ya que son marcadores de los cromosomas que los presentan. Los cromosomas se homologaron conforme a las longitudes absolutas (μm) de los brazos cortos y largos y a la longitud total de cada par cromosómico. También se consideró la relación de brazos (r) (dada por el cociente del brazo largo entre el corto de cada cromosoma de acuerdo a Levan *et al.* (1964) y la longitud relativa porcentual (L%), que representa el cociente de la longitud total de cada cromosoma del complemento cromosómico entre la longitud total de todos los cromosomas por 100 de acuerdo a Sinhna y Roy 1979. De esta manera se determinaron los pares cromosómicos de tipo homomórficos y heteromórficos.

ELABORACION DE IDIOGRAMAS: De cada especie y población se seleccionaron 9 células en metafase que se fotografiaron y amplificaron. A partir de estas fotografías se elaboraron los idiogramas de la siguiente manera: Los cromosomas fueron dibujados y ordenados por parejas de homólogos de acuerdo a su tamaño y a la posición del centrómero. Los cromosomas fueron clasificados de acuerdo al criterio de Levan *et al.* (1964). A los cromosomas se les tomaron las siguientes medidas: longitud total, longitud del brazo largo, longitud del brazo corto y se obtuvo en cada caso, el promedio (\bar{x}) y el error estándar (EE). También se determinaron la longitud relativa porcentual (L %) (Sinhna y Roy 1979; García, 1990) y el índice de asimetría TF(%) (Gupta y Gupta, 1978; Shina y Roy, 1979). Los idiogramas del complemento haploide de las plantas de las 14 poblaciones de las 7 especies estudiadas fueron elaborados, a partir de las longitudes absolutas de los cromosomas de cada complemento cromosómico. Estos fueron ordenados en forma decreciente en longitud, siendo el primer cromosoma el más largo y el último el de menor longitud. En el caso de los cromosomas de pares heteromórficos se dibujaron ambos cromosomas homólogos.

OBSERVACION DE CROMOSOMAS MEIOTICOS EN METAFASE 1 (M1) Y ANAFASE 1 (A1): En las 7 especies se realizó el análisis de cromosomas meióticos en metafase 1 (M1) y anafase 1 (A1), en células madres del polen (CMP) de anteras frescas obtenidas de botones florales jóvenes y mediante un microscopio estereoscópico. Para este análisis se muestrearon de 4 a 7 plantas por población que florecieron en el invernadero del Jardín Botánico del IBUNAM. De cada planta se cortaron las anteras y se colocaron en un portaobjetos. Se les agregó una gota de aceto-orceína al 1.8% y con una aguja de disección se separó el tejido, al que se colocó en un cubreobjetos para su observación en el microscopio óptico. Las preparaciones se hicieron permanentes por el método de Conger y Fairchild (1953).

De cada individuo se analizaron en metafase 1 (M1), 24 a 42 células y un total de 168 de 4 a 7 plantas por población. Cabe mencionar que los campos seleccionados eran aquellos donde se podían contar los cromosomas y observar en detalle su morfología para determinar el tipo de bivalentes (II), tetravalentes (IV) y el número de quiasmas.

De esta forma se determinaron los bivalentes (II), en anillo (IIa) y en cadena (IIc). En el caso de *E. echeandroides* poblaciones 359 y 360, también se observaron además de bivalentes, asociaciones multivalentes que correspondieron a tetravalentes (IV), en anillo (IVa) y en cadena (IVc). En el estudio meiótico de estas especies, también se determinó el promedio de quiasmas por núcleo (Fq), y el índice de recombinación (IR).

En anafase 1 (A1) se analizaron de 204 a 356 células por individuo y un total de 1099 a 1422 obtenidas de 4 a 7 plantas por población. Los campos seleccionados eran aquellos en donde se podían observar claramente la segregación de los cromosomas en cada polo celular. La segregación normal correspondió a (8:8) cromosomas y la anormal, (8:7) con un cromosoma retardado que se localizaba en la parte central del citoplasma. También en A1 se observaron los intercambios cromatídicos tipo SAB, evidenciados por 1 o 2 puentes y los tipo-U con un puente y fragmento.

ESTIMACION DE VIABILIDAD E INVIABILIDAD DEL POLEN: Se estimó el porcentaje de viabilidad e inviabilidad del polen en 3 a 7 individuos por población. De cada individuo se analizaron 122 a 126 granos de polen en las 6 anteras de la flor, utilizando la metodología propuesta por Radford *et al.* (1974). Se analizaron 614 a 885 por población. En una laminilla se espolvoreó el polen de las anteras maduras, agregando una gota de solución colorante de Lactofenol Azul de Algodón. Posteriormente se colocó el cubreobjetos durante 20 minutos, tiempo suficiente para que los granos de polen fértiles se tiñeron de azul oscuro y los granos de polen estériles permanecieron incoloro. Los granos de polen esféricos y coloreados de azul intenso, se consideraron viables y los decolorados, deformes, en media luna, contraídos, vacíos y de tamaño menor a la mitad de los granos de polen normales, se consideraron como no viables (Kenton, 1984; Kenton y Rudall, 1987).

ANALISIS ESTADISTICOS:

CLASIFICACION DE LOS CROMOSOMAS: Para determinar el tipo de cromosoma (meta, submeteta y subtlocéntrico) en los cariotipos y citotipos analizados, se seleccionaron 9 células con cromosomas en metafase por cada población de las 7 especies estudiadas. A los cromosomas se les tomaron las siguientes medidas: longitud total (LT), Longitud del brazo largo (BL), longitud del brazo corto (BC) y se obtuvo en cada caso, el promedio (\bar{x}), y el error estándar (EE).

Se obtuvieron de cada cromosoma la relación de brazos r ($r = \text{Brazo corto/Brazo largo}$) Levan *et al.* (1964) y la longitud relativa porcentual L% ($L\% = \text{LT de cada cromosoma/LT del genomio} \times 100$). La L% de cada uno de los cromosomas nos permite hacer comparaciones entre cromosomas de genomios de especies diferentes o de poblaciones de la misma especie de acuerdo a Sinhna y Roy (1979). De esta manera se determinaron los pares cromosómicos homólogos y los pares heteromórficos.

ASIMETRIA EN CARIOTIPOS Y CITOTIPOS: Para determinar la variación inter e intraespecífica de los cariotipos se seleccionaron 9 células en metafase por población y se obtuvo en cada una de ellas su índice de asimetría ($TF(\%) = \text{Longitud total de los brazos cortos/Longitud total de los cromosomas} \times 100$). De los 9 valores de $TF(\%)$ se obtuvo el \bar{x} y (EE) para cada especie y población. El grado de asimetría ($TF(\%)$) nos permitió comparar los genotipos entre especies y poblaciones (citotipos).

También se cuantificó la variación inter e intraespecífica de las especies de acuerdo a la longitud total de la cromatina (LTC). La LTC se estimó de 9 células provenientes de 3 individuos diferentes en cada población. Se les aplicó un análisis de varianza (ANOVA) de 2 factores para un diseño factorial completamente al azar. El primer factor correspondió a las 14 poblaciones de las siete especies de *Echeandia* estudiadas. El segundo a las 9 medias de la LTC por población. Esto generó 42 medias diferentes. Para la comparación múltiple de medias de las LTC de los cromosomas se empleó el método de Tukey de la Mínima Diferencia Significativa. Este parámetro permitió conocer los intervalos en los cuales la LTC de una población era diferente de otra.

CROMOSOMAS MEIOTICOS EN METAFASE 1 (M1): En el estudio de cromosomas meióticos de las 14 poblaciones de las 7 especies analizadas se determinó el tipo de bivalentes (II) en anillo (IIa) y cadena (IIc) de 168 células provenientes de 3 a 5 plantas por población. De estos valores se obtuvo la frecuencia de quiasmas por núcleo (Fq) y el índice de recombinación (IR) utilizando las siguientes fórmulas:

$$Fq = \frac{\text{Número total de quiasmas}}{\text{Número total de núcleos.}} \quad \text{de acuerdo a Sáez y Cardoso (1978)}$$

Índice de Recombinación (IR)= número de bivalentes (Número haploide) + Fq de acuerdo a Darlington (1937); Sáez y Cardoso (1978); y White (1973).

Para determinar la variación interespecífica de las especies *E. echeandioides*, *E. mexicana*, *E. reflexa* y *E. tenuis* en relación al tipo de bivalentes en anillo (IIa) y cadena (IIc), a la frecuencia de quiasmas por núcleo (Fq) y al índice de recombinación (IR), se aplicó un ANOVA desbalanceado de 2 factores. El primer factor correspondió a 11 poblaciones de las 4 especies mencionadas. El segundo a 3 medias (*E. echeandioides*, 359, 360 y 321; *E. mexicana*, 236, 357 y 284, y *E. reflexa*, 260, 290 y 292) y 2 medias (*E. tenuis* 356 y 484) de los bivalentes en IIa y IIc obtenidas de 504 y 320 células de 9 a 6 plantas de cada especie estudiada. Esto generó 11 medias diferentes. Se empleó el método de Tukey de la Mínima Diferencia Significativa para conocer los intervalos en los cuales una población se diferenciaba de otra para este parámetro.

ABERRACIONES EN ANAFASE 1 (A1): Para conocer la relación entre el porcentaje total de células en anafase 1 con aberraciones (1 y 2 puentes subcromatídicos, 1 SAB, 2 SAB; intercambios cromatídicos tipo-U y cromosomas retardados) con el total de polen inviable en las 14 poblaciones, se obtuvo la recta de regresión y el coeficiente de correlación de Pearson (1958) entre las 2 variables. Las variables se normalizaron de la siguiente manera: el porcentaje de polen inviable se transformó a unidades probit y el porcentaje total de aberraciones con el logaritmo de las unidades probit (Fisher *et al.*, 1963).

El análisis probit es una transformación matemática utilizado para normalizar las curvas acumuladas de los porcentajes de polen inviable y del total de aberraciones en anafase 1 (Sokal y Rohlf, 1979).

IV. RESULTADOS

ANÁLISIS DE LOS CARIOTIPOS:

Las 14 poblaciones de las siete especies de *Echeandia* estudiadas fueron diploides $2n = 16$ (Cuadro 2). Todas ellas presentaron dos pares de cromosomas metacéntricos (m), submetacéntricos (sm) o subtelocéntricos (st) con satélites (Cuadro 2. y Figuras 2 y 3).

Las 7 especies de *Echeandia* mostraron cariotipos diferentes en relación al número de m, sm y st. En *E. hintonii*, *E. montealbanensis* y *E. pubescens* se analizó únicamente una población (Cuadro 2. Figuras 2 y 3).

En las especies donde se analizaron dos o tres poblaciones, cada una de ellas mostró un citotipo diferente. Estos cambios en los citotipos se debieron a proporciones diferentes en metacéntricos, submetacéntricos y subtelocéntricos, cromosomas con satélite, y en que algunos de ellos se observaron, pares de cromosomas heteromórficos (Cuadros 2, 6, y 7, apéndice. Figuras 2 A y B. Figuras 3 L, M y N.).

Todos los individuos analizados dentro de cada población presentaron cariotipos iguales, es decir el mismo citotipo, sin que se observaran diferencias significativas entre ellos en el número y tipo de cromosomas, longitud total de la cromatina y constricciones secundarias (Cuadros 2 a 7, apéndice).

Los citotipos de *E. echeandioides* variaron en el número de metacéntricos y submetacéntricos. La población 359 presentó 3 pares de cromosomas heteromórficos (2 de ellos submetacéntricos, uno de los cuales presenta satélite, y otro metacéntrico; Cuadro 4. Cuadro 2, apéndice. Figura 2. A). Mientras que la población 360 solo mostró un par de metacéntricos heteromórficos (Cuadro 4, Cuadro 2, apéndice. Figura 2. B). La población 321 presentó todos los pares homomórficos y solo un par de subtelocéntricos.

En *E. mexicana* los citotipos de las 3 poblaciones estudiadas mostraron todos sus cromosomas homomórficos. Las poblaciones 236 y 284 variaron en la proporción de m, sm y st; mientras que la número 357 solo mostró m y sm (Cuadro 2 Figuras 2. E, F y G). Los tres citotipos estudiados en *E. reflexa* (260, 290 y 292) mostraron variaciones similares a las determinadas en citotipos de otras especies en cuanto a la proporción diferente de m, sm y st (Cuadro 2. y Figuras 3. J, K y L). Únicamente el citotipo número 292 mostró un par de subtelocéntricos heteromórficos (Cuadro 4. Cuadro 6, apéndice. Figura 3 L). De los 2 citotipos de *E. tenuis* analizados el número 356 mostró un par de st heteromórficos y el número 484 2 pares cromosómicos heteromórficos uno de ellos sm y el otro st (Cuadro 4. Cuadro 7, apéndice. Figura 3 M. N).

La longitud total de la cromatina (LTC) en las 14 poblaciones de las 7 especies de *Echeandia* estudiadas resultó diferente significativamente al aplicar un análisis de la varianza en este parámetro (Fexp. = 12829.00; $P < 0.0001$ Cuadro 9, apéndice). Este resultado fue corroborado al aplicar posteriormente una prueba de Tukey a las medias de las LTC, la cual mostro diferencias significativas en los intervalos de la Mínima Diferencia Significativa ($P < 0.05$; Cuadro 10, apéndice, Figura 7). Estos análisis apoyan la idea que los 14 citotipos son diferentes en cuanto al tamaño de sus genotipos y en su estructura cromosómica, como ya se indicó al inicio de este capítulo.

En las especies donde se analizó solo una población, la variación interespecífica en el tamaño de sus genotipos fue evidente ($P < 0.05$) como se observa en *E. hintonii*, donde la LTC= 45.98 μm ., en comparación con *E. montealbanensis* (LTC= 57.30 μm) y *E. pubescens* (LTC= a 97.34 μm , Cuadro 2).

En los 3 citotipos de *E. echeandioides* el tamaño de sus genotipos fue muy variable y correspondió a una LTC= 108.59 μm en la población 359; 85.69 μm en la 360 y 47.00 μm en la 321 (Cuadro 2). Una situación similar se observó en la variación de este parámetro en las 3 poblaciones de *E. reflexa* analizados y que fueron LTC= 54.68 μm , en el citotipo 260, 44.24 μm , en el 290 y 97.27 μm , en el 292 (Cuadro 2).

En *E. tenuis* también resultó evidente la diferencia en cuanto a la LTC de sus genomas y correspondió a 58.13 μm en el citotipo 356 y 75.93 μm , en el 484 (Cuadro 2). En *E. mexicana* la variación en el tamaño de los genomas de los 3 citotipos estudiados no fue tan evidente como en el caso de *E. echeandioides*, *E. reflexa* y *E. tenuis*, sin embargo también resultó diferente significativamente ($P < 0.05$). Sus LTC= correspondieron a 69.60 μm en el citotipo 236, 63.57 μm en el 357 y 66.96 μm en el 284 (Cuadro 2).

Cuadro 2. Análisis cariotípico de 14 poblaciones de 7 especies diploides (2n= 16) de *Echeandia*

ESPECIE	Nº DE POBLACION	FORMULA CARIOTIPICA	CONSTRICCIONES SECUNDARIAS	INTERVALO DE LONGITUD DE LOS CROMOSOMAS	LONGITUD TOTAL DE LA CROMATINA DIPLOIDE (µm)		INDICE DE ASIMETRIA T.F (%)	
				(µm)	$\bar{x} \pm EE$	$\bar{x} \pm EE$		
<i>E. echeandioides</i>	359	10m + 6sm	2m +2sm	3.91- 9.56	108.59	0.30	39.45	0.01
<i>E. echeandioides</i>	360	6m + 10sm	2m +2sm	2.60- 7.83	85.69	0.01	35.48	0.01
<i>E. echeandioides</i>	321	8m + 6sm + 2st	2m + 2sm	1.74- 3.92	47.00	0.04	37.02	0.02
<i>E. hintonii</i>	308	10m + 6sm	4m	1.73- 3.47	45.98	0.30	38.97	0.01
<i>E. mexicana</i>	236	4m + 8sm + 4st	2m + 2sm	3.48- 5.66	69.60	0.02	32.44	0.02
<i>E. mexicana</i>	357	6m + 10sm	2m + 2sm	3.05- 4.78	63.56	0.04	36.53	0.16
<i>E. mexicana</i>	284	4m + 10sm + 2st	4m	3.02- 5.23	66.96	0.08	32.41	0.01
<i>E. montealbanensis</i>	4015	8m + 6sm + 2st	4m	1.74- 5.65	57.30	0.04	35.85	0.01
<i>E. pubescens</i>	482	6m + 8sm + 2st	4sm	3.47- 8.70	97.34	0.43	35.71	0.01
<i>E. reflexa</i>	260	4m + 8sm + 4st	2m + 2st	2.16- 4.78	54.68	0.26	33.32	0.01
<i>E. reflexa</i>	290	8m + 8sm	4m	1.74- 3.90	44.24	0.04	37.25	0.01
<i>E. reflexa</i>	292	8m + 6sm + 2st	2m + 2st	4.34- 8.69	97.27	0.30	34.64	0.01
<i>E. tenuis</i>	356	10m + 4sm + 2st	4sm	3.04- 5.22	58.13	0.28	39.05	0.01
<i>E. tenuis</i>	484	4m + 10sm + 2st	2m + 2sm	2.07- 6.95	75.93	0.06	32.61	0.02

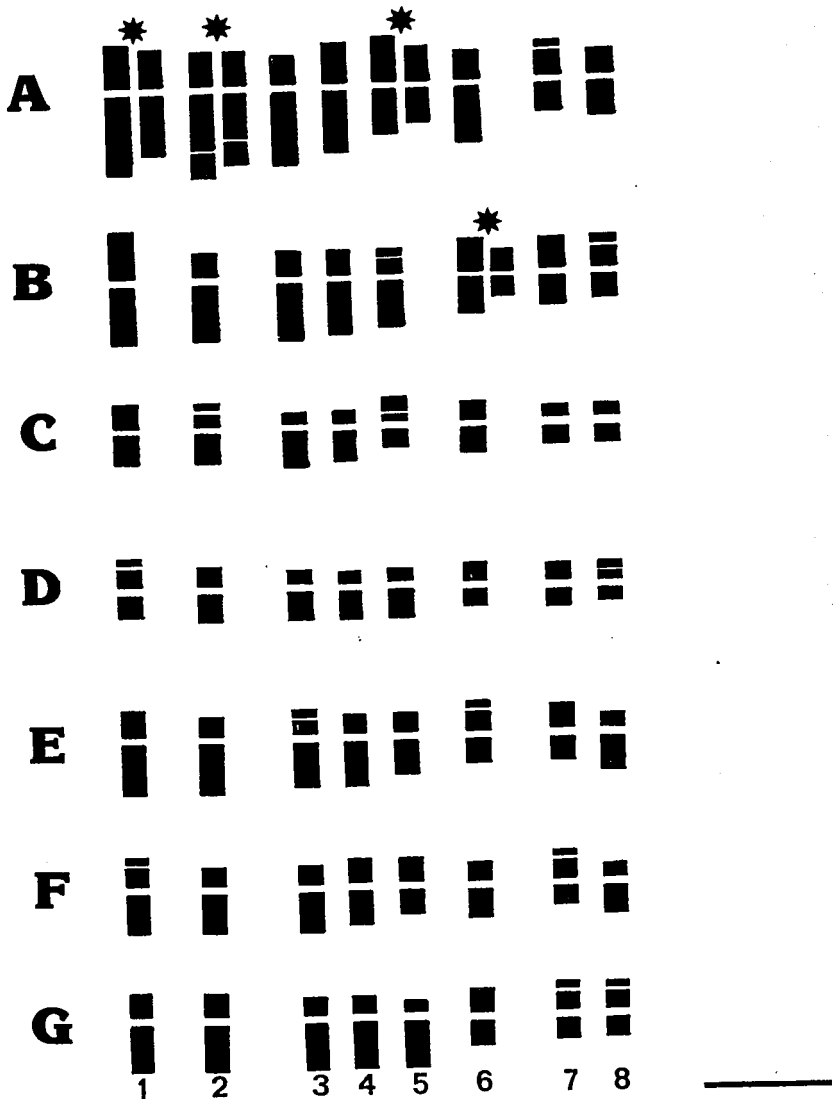


FIGURA 2. IDIOGRAMA DE 7 POBLACIONES DE: (A) *E. echeandioides*, 359 10M+6SM. (B) *E. echeandioides*, 360 6M+10SM. (C) *E. echeandioides*, 321 8M+8SM. (D) *E. hintonii*, 308 10M+6SM. (E) *E. mexicana*, 236 4M+8SM+4ST. (F) *E. mexicana*, 357 6M+10SM. (G) *E. mexicana*, 284 4M+10SM+2ST. * PAR HETEROMÓRFICO. ESCALA 10 μ m.



FIGURA 3. IDIGRAMA DE 7 POBLACIONES DE: (H) *E. montebanensis*, 4015 8M+6SM+2ST. (I) *E. pubescens*, 482 6M+8SM+2ST. (J) *E. reflexa*, 260 4M+8SM+4ST. (K) *E. reflexa*, 290 8M+8SM. (L) *E. reflexa*, 292 8M+6SM+2ST. (M) *E. tenuis*, 356 10M+4SM+2ST. (N) *E. tenuis*, 484 4M+10SM+2ST. * PAR HETEROMÓRFICO. ESCALA 10 μ m.



Figura 4. Cromosomas en metafase de células somáticas de :
 (A) *E. echeandioides*, 359. (B) *E. echeandioides*, 360.
 (C) *E. echeandioides*, 321. (D) *E. hintonii*, 308. Con un
 $2n = 16$. Los números indican los cromosomas homólogos
 con satélites. Escala 10 μ m.

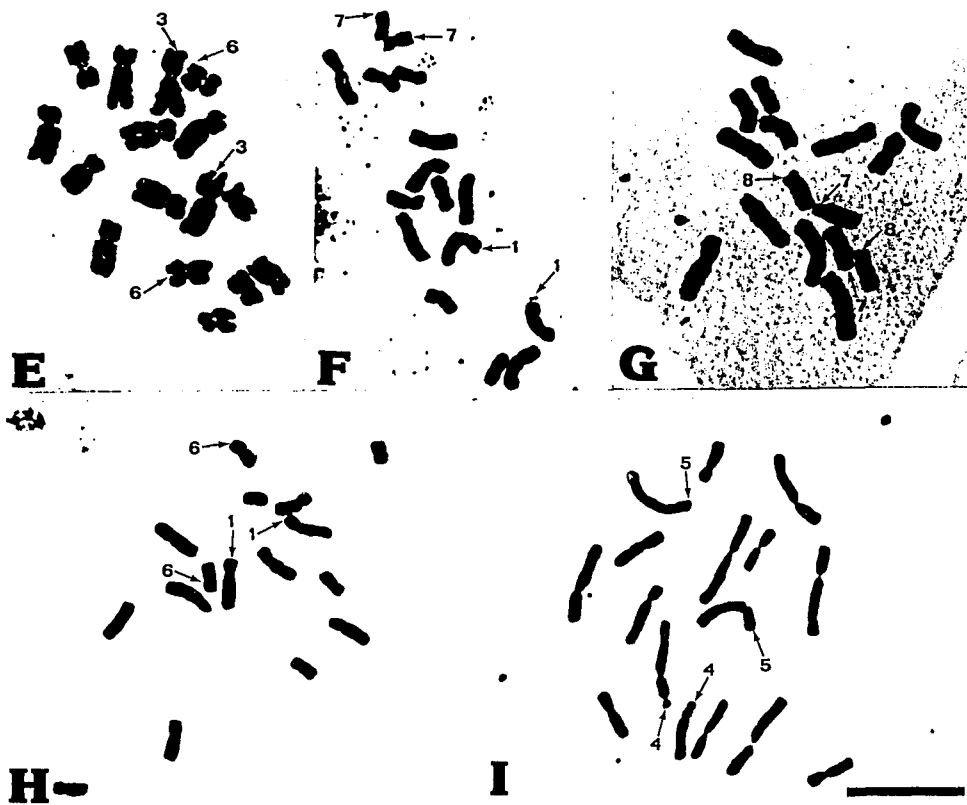


Figura 5. Cromosomas de células somáticas de: (E) *E. mexicana*, 236. (F) *E. mexicana*, 357. (G) *E. mexicana*, 284. (H) *E. montealbanensis* 4015. (I) *E. pubescens*, 482. Con un $2n=16$. Los números indican los cromosomas homólogos con satélites. Escala 10 μ m.

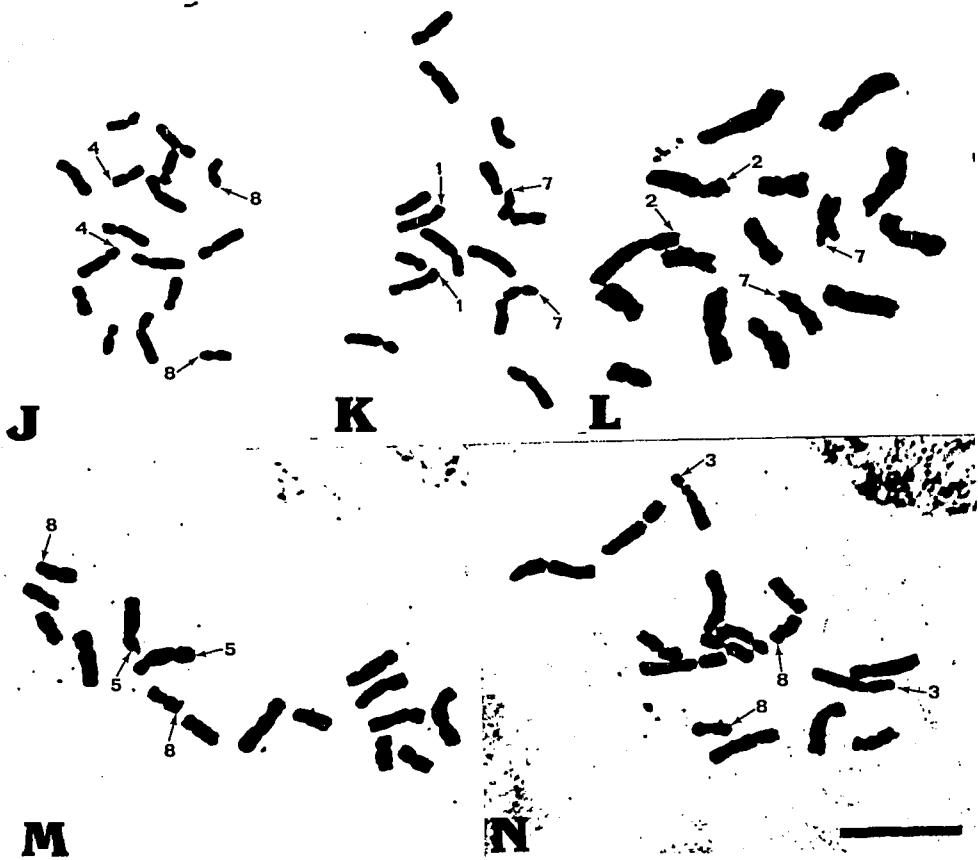


Figura 6. Cromosomas en metafase de células somáticas de : (J) *E. reflexa*, 260. (K) *E. reflexa*, 290. (L) *E. reflexa*, 292. (M) *E. tenuis*, 356. (N) *E. tenuis*, 484. Con un $2n=16$. Los números indican los cromosomas homólogos con satélites. Escala 10 μm .

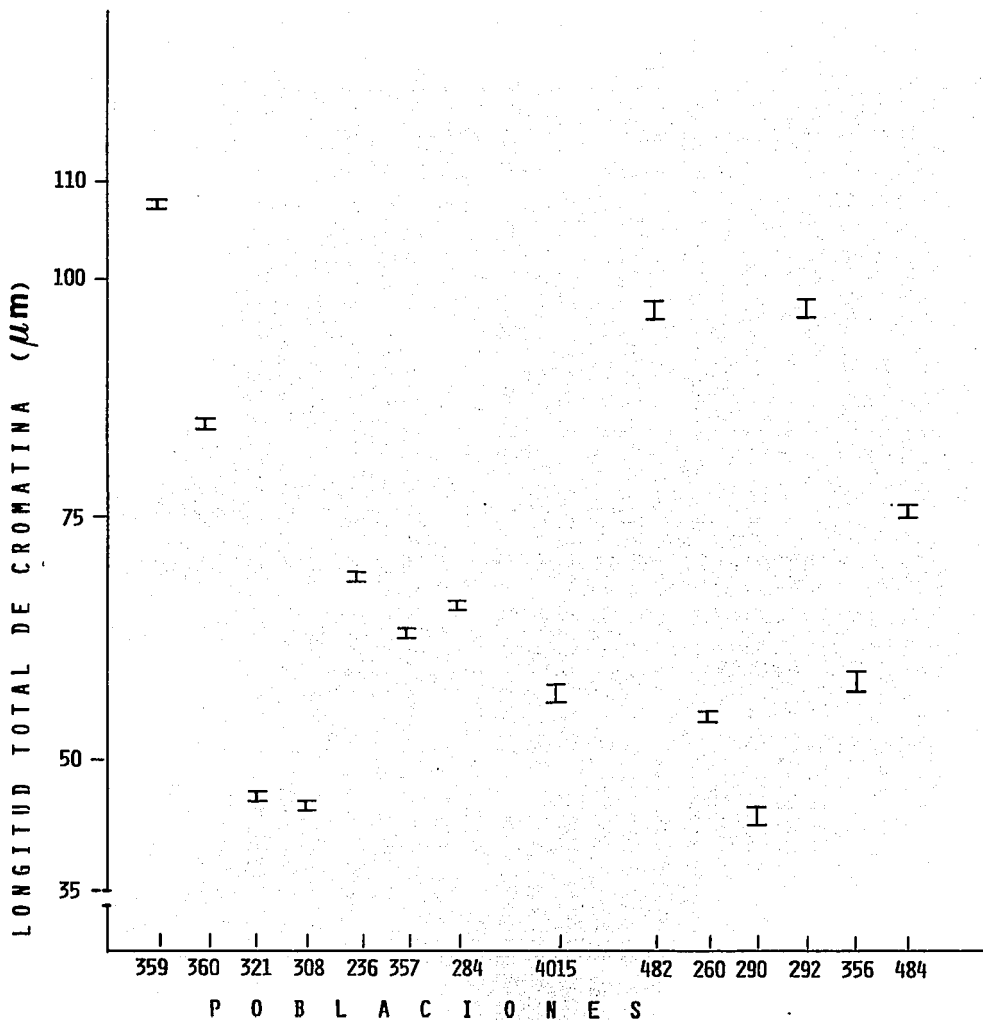


FIGURA 7. INTERVALOS DE CONFIANZA DE LA MÍNIMA DIFERENCIA SIGNIFICATIVA DE TUKEY ($P < 0.05$), DE LA LONGITUD TOTAL DE LA CROMATINA DE 14 POBLACIONES EN 7 ESPECIES DE Echeandia, $2N = 16$.

ANÁLISIS DE METAFASE 1 (M1) DE LA MEIOSIS.

Las 7 especies de *Echeandia* presentaron $n=8$ (Cuadro 3). El comportamiento meiótico se mostró por el promedio de quiasmas por célula (Fq) y el índice de recombinación (IR). Estos parámetros no resultaron diferentes entre las especies *E. echeandioides*, *E. mexicana*, *E. reflexa* y *E. tenuis* (ANOVA $P > 0.05$, Cuadros 22 a 27, apéndice). Tampoco se observaron variaciones en el tipo de bivalentes en anillo (IIa) o en cadena (IIc) en las 14 poblaciones (ANOVA $P > 0.05$, Cuadros 16 a 21, apéndice). En el caso de *E. hintonii* y *E. montealbanensis* todos los bivalentes fueron homomórficos. En *E. pubescens* se observaron 3 bivalentes heteromórficos (Cuadro 4).

E. echeandioides fue la única especie donde se observaron tetravalentes (IV) en todos los casos heteromórficos. De los 3 citotipos analizados en *E. echeandioides*, 2 de ellos mostraron bivalentes y tetravalentes heteromórficos y correspondieron al 359 (que mostró 3 IIs y 2 IVs heteromórficos) y al número 360 (con 3 IIs y 1 IVs heteromórficos). Los IIs heteromórficos se evidenciaron en 3 pares de cromosomas mitóticos heteromórficos en el citotipo 359 y en un par del citotipo 360 (Figura 8. A, B, C, y D. Cuadro 4). En el citotipo 321 solo se observó 1 bivalente heteromórfico pero no se evidenció en sus cromosomas mitóticos, debido a que la traslocación fue muy pequeña.

En *E. mexicana* se analizaron 3 citotipos. El 236 no mostró bivalentes heteromórficos y en los citotipos 357 y 284 se observaron 2 bivalentes heteromórficos (Figura 9 A. B. C. D). Sin embargo no fueron evidentes en sus cromosomas mitóticos (Figura 2. E, F y G. Cuadro 4). Los tres citotipos analizados en *E. reflexa* correspondieron a los 260, 290 y 292, los 2 primeros mostraron 2 bivalentes heteromórficos y el último de ellos 4 (Figura 11. A.B.C.D). Sin embargo solo en el 292 se evidenció como un par de cromosomas heteromórficos en mitosis (Figura 3 L. Cuadro 4).

En los 2 citotipos estudiados en *E. tenuis*, el 356 mostró 2 bivalentes heteromórficos (Figura 12. A. B. C. D), mientras que en el 484 se observaron 3. En ambos casos se evidenciaron en 1 y 2 pares de cromosomas heteromórficos en mitosis (Figura 3. M y N Cuadro 4).

Cuadro 3. Tipo y promedio de bivalentes (II), tetravalentes (IV), frecuencia de quiasmas por núcleo (Fq) e índice de recombinación (IR) en 14 poblaciones de 7 especies de *Echeandia* (n=8)

ESPECIE	POBLACION	TOTAL DE CELULAS	BIVALENTES TIPO ANILLO IIa		BIVALENTES TIPO CADENA IIc		TETRAVALENTES TIPO ANILLO IVa		TETRAVALENTES TIPO CADENA IVc		Fq		IR	
			$\bar{x} \pm EE$		$\bar{x} \pm EE$		$\bar{x} \pm EE$		$\bar{x} \pm EE$		$\bar{x} \pm EE$		$\bar{x} \pm EE$	
<i>E. echeandioides</i>	359	168	4.69	0.09	1.82	0.11	0.47	0.04	0.23	0.03	13.76	0.47	21.76	0.06
<i>E. echeandioides</i>	360	168	4.61	0.20	3.11	0.22	0.14	0.03			12.89	0.40	20.89	0.05
<i>E. echeandioides</i>	321	168	5.12	0.21	2.88	0.21					13.21	0.08	21.21	0.06
<i>E. hintonii</i>	308	168	5.66	0.09	2.34	0.09					13.66	0.73	21.66	0.07
<i>E. mexicana</i>	236	168	3.02	0.15	4.98	0.15					11.02	0.98	19.02	0.18
<i>E. mexicana</i>	357	168	4.58	0.14	3.42	0.14					12.58	0.57	20.58	0.09
<i>E. mexicana</i>	284	168	4.56	0.13	3.44	0.13					12.57	0.58	20.57	0.01
<i>E. montealbanensis</i>	4015	168	4.98	0.15	3.02	0.15					12.07	0.86	20.07	0.01
<i>E. pubescens</i>	482	168	5.05	0.15	2.90	0.15					13.06	0.13	21.06	0.01
<i>E. reflexa</i>	260	168	5.15	0.15	2.90	0.15					13.15	0.21	21.15	0.03
<i>E. reflexa</i>	290	168	4.67	0.17	3.33	0.17					12.67	0.27	20.67	0.02
<i>E. reflexa</i>	292	168	5.02	0.10	2.98	0.10					13.02	0.08	21.02	0.04
<i>E. tenuis</i>	356	168	3.32	0.12	4.68	0.12					11.32	0.91	19.32	0.04
<i>E. tenuis</i>	484	168	5.13	0.15	2.88	0.15					13.13	0.91	21.23	0.02

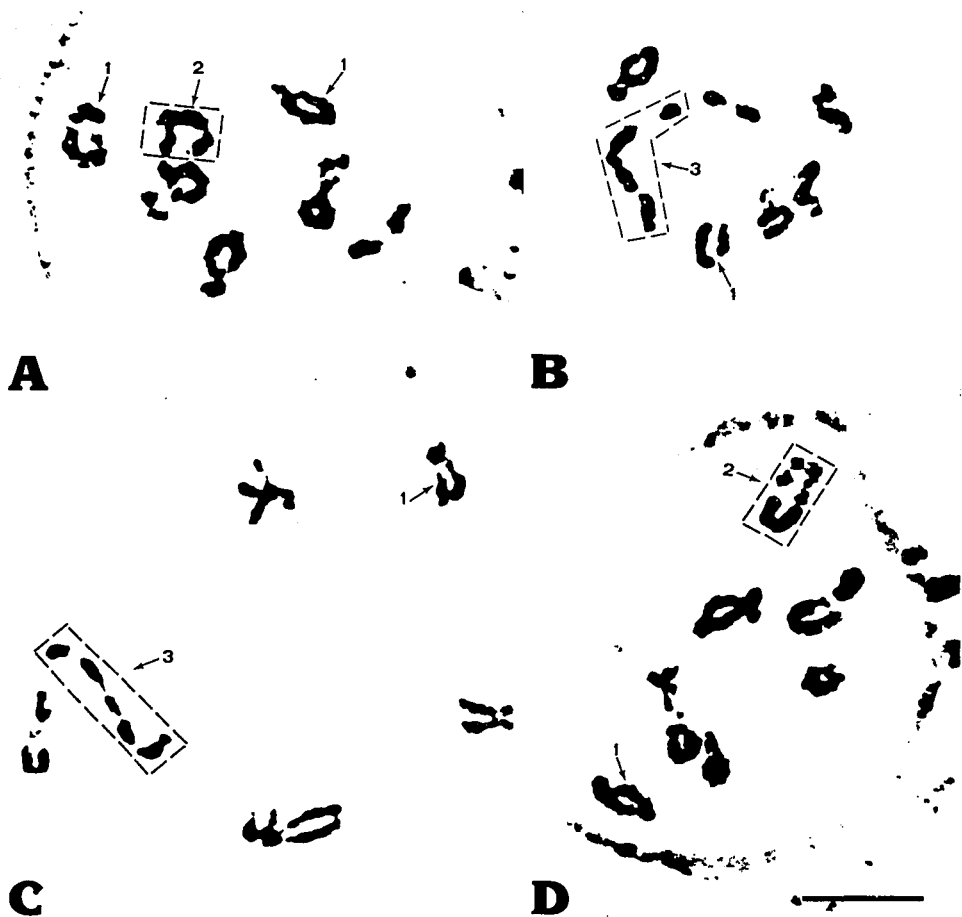


FIGURA 8. CÉLULAS MADRES DEL POLEN EN M1 DE *E. echeandioides*, 359
 (A) 5 IIA + 1 IIC + 1 IVC. (B) 4 IIA + 2 IIC + 1 IVC.
 (C) 5 IIA + 1 IIC + 1 IVC. (D) 6 IIA + 1 IVA. Los
 NÚMEROS INDICAN: 1. IIA HETEROMÓRFICOS, 2. IVA HETEROMOR
 FICOS Y 3. IVC HETEROMÓRFICOS. ESCALA 10 μ m.

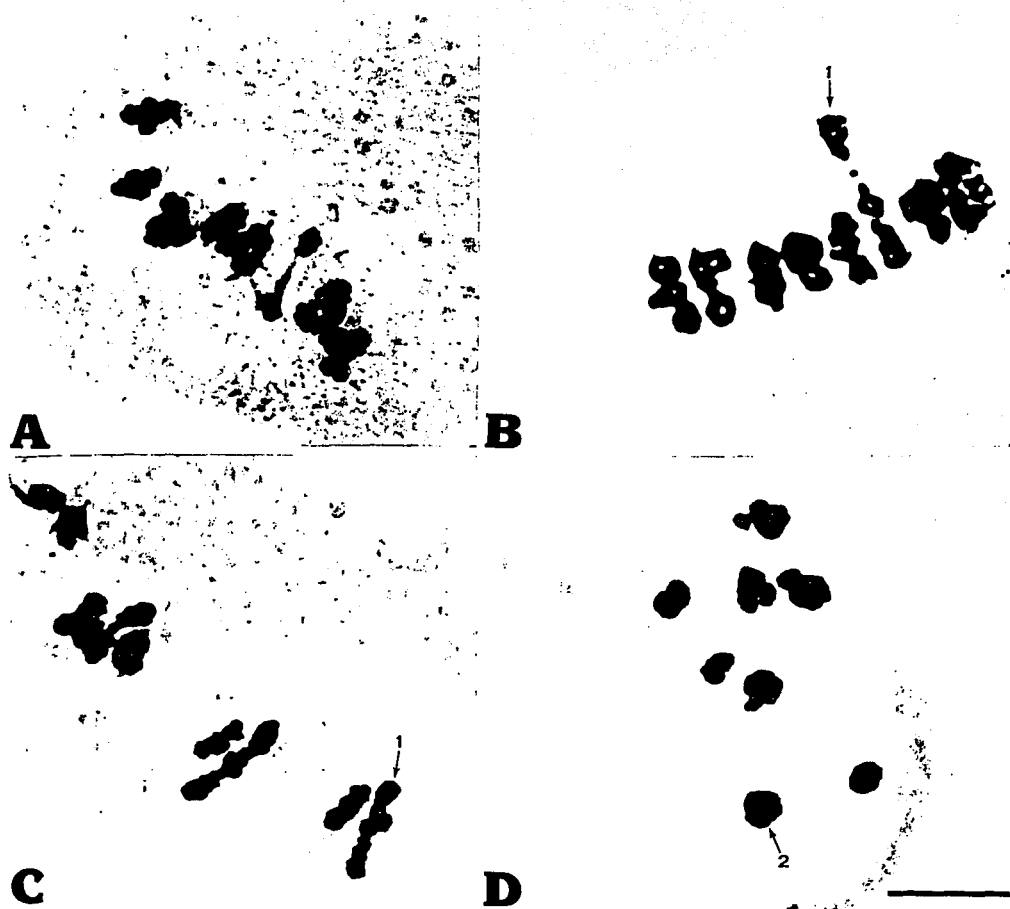


FIGURA 9. CÉLULAS MADRES DEL POLEN EN MI DE *E. mexicana*, 357.
 (A) 5 IIA + 3 IIC. (B) 3 IIA + 5 IIC. (C) 6 IIA + 2 IIC.
 (D) 7 IIA + 1 IIC. LOS NÚMEROS INDICAN, 1. IIA HETEROMÓRFICOS, 2. IIC HETEROMÓRFICOS. ESCALA 10 μ m.

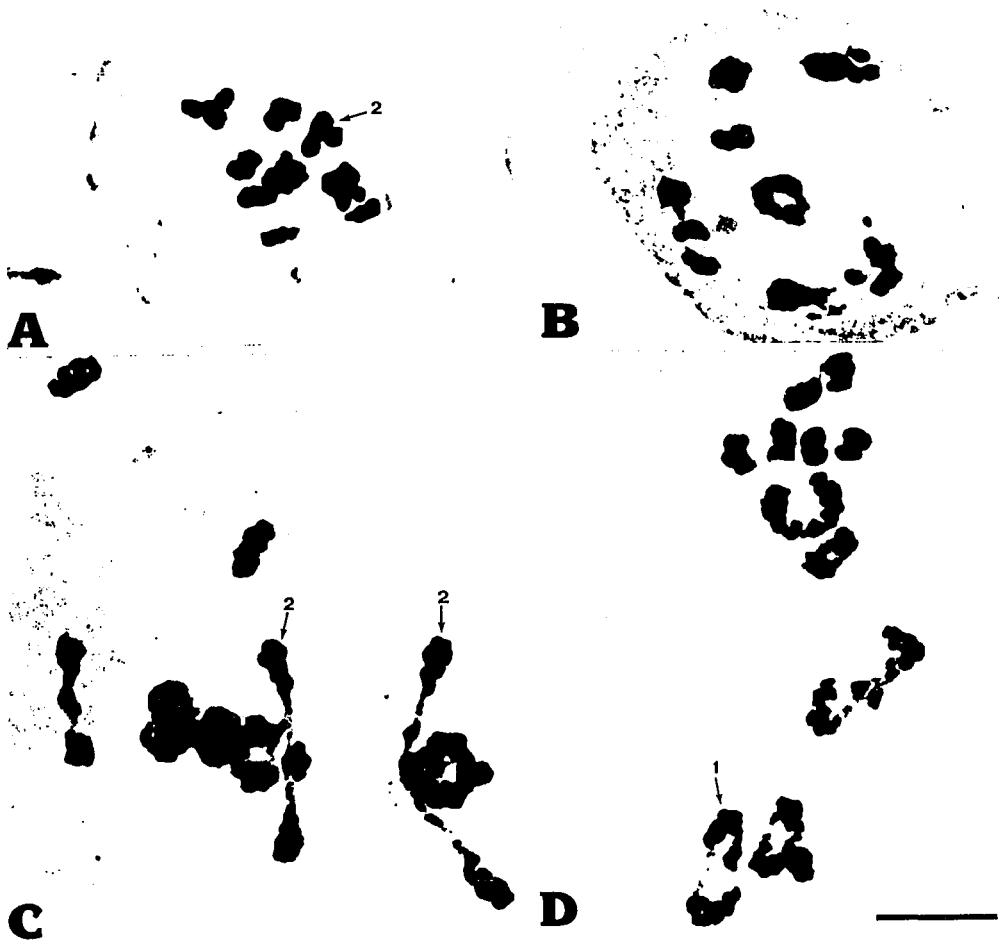


FIGURA 10. CÉLULAS MADRES DEL POLEN EN METAFASE I DE *E. pubescens*, 482.
 (A) 6 IIA + 2 IIC. (B) 7 IIA + 1 IIC. (C) 4 IIA + 4 IIC.
 (D) 8 IIA. LOS NÚMEROS INDICAN, 1. IIA HETEROMÓRFICOS, 2.
 IIC HETEROMÓRFICOS. ESCALA 10 μ m.

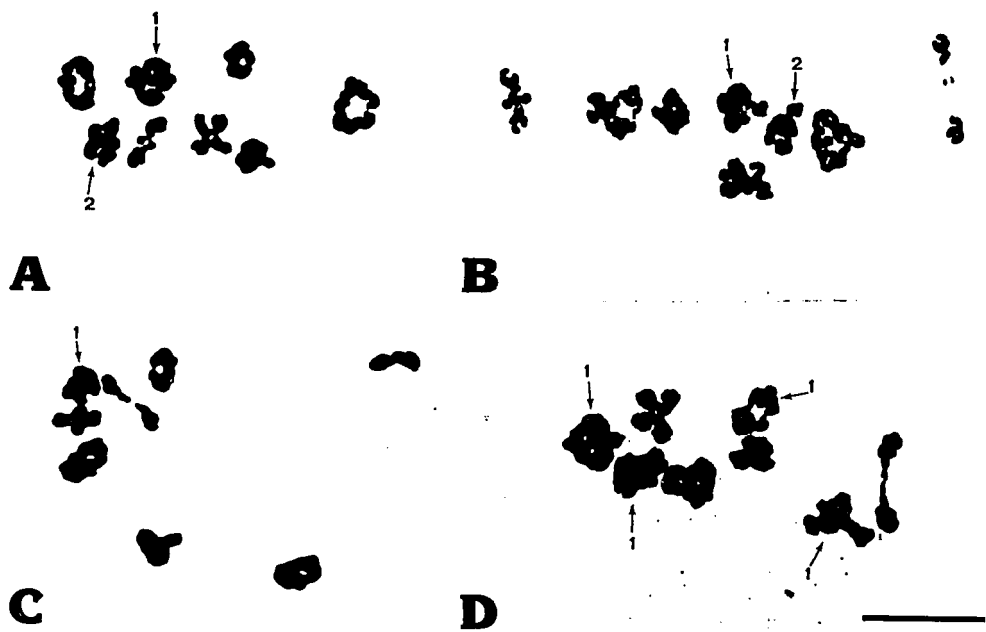


FIGURA 11. CÉLULAS MADRES DEL POLEN EN METAFASE I DE *E. reflexa*, 292.
 (A) 5 IIA + 3 IIC. (B) 4 IIA + 4 IIC. (C) 6 IIA + 2 IIC.
 (D) 7 IIA + 1 IIC. LOS NÚMEROS INDICAN, 1. IIA HETEROMÓRFICOS,
 2. IIC HETEROMÓRFICOS. ESCALA 10 μ m.

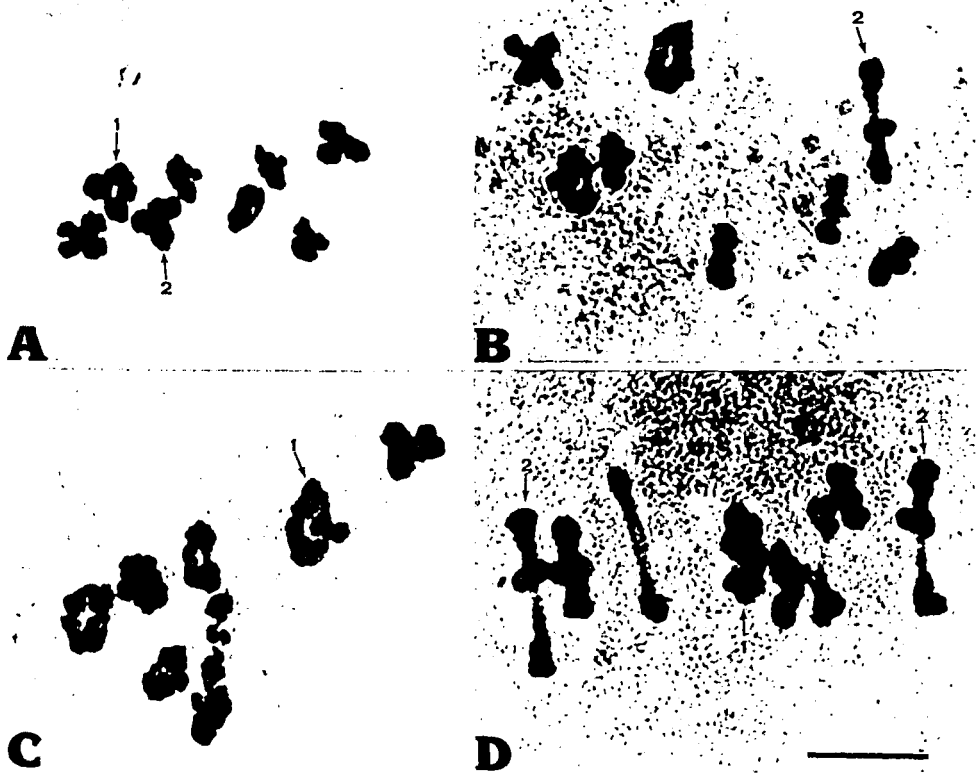


FIGURA 12. CÉLULAS MADRES DEL POLEN EN METAFASE I DE *E. tenuis*, 356.
 (A) 3 IIA + 5 IIc. (B) 2 IIA + 6 IIc. (C) 4 IIA + 4 IIc .
 (D) 1 IIA + 7 IIc. LOS NÚMEROS INDICAN, 1. IIA HETEROMÓRFI
 COS, 2. IIc HETEROMÓRFICOS. ESCALA 10 μ m.

Cuadro 4. Cromosomas heteromórficos en células madres del polen (CMP) en metafase I (MI) y en células mitóticas de 14 poblaciones de 7 especies de *Echeandia*

ESPECIE	POBLACION	MEIOSIS II _s	(MI) IV _s	MITOSIS PARES HETEROMORFICOS
<i>E. echeandioides</i>	359	3	2	3
<i>E. echeandioides</i>	360	3	1	1
<i>E. echeandioides</i>	321	1		
<i>E. hintonii</i>	308			
<i>E. mexicana</i>	236			
<i>E. mexicana</i>	357	2		
<i>E. mexicana</i>	284	2		
<i>E. montealbanensis</i>	4015			
<i>E. pubescens</i>	482	3		
<i>E. reflexa</i>	260	2		
<i>E. reflexa</i>	290	2		
<i>E. reflexa</i>	292	4		1
<i>E. tenuis</i>	356	2		1
<i>E. tenuis</i>	484	3		2

ANÁLISIS DE ANAFASE 1 (A1) DE LA MEIOSIS Y VIABILIDAD DE POLEN.

En las 14 poblaciones de las 7 especies estudiadas se observaron aberraciones en A1 con frecuencias variables y segregación irregular (Cuadros 5, 6, Figura 13). Todas las poblaciones mostraron aberraciones subcromatídicas con un puente (1 SAB), en frecuencias mayores en relación a las que originaron 2 puentes (2 SAB) (Cuadros 5, 6, Figura 13 B.C).

También se observaron intercambios cromatídicos del tipo-U, evidenciados por un puente y fragmento en anafase 1 con excepción de 2 citotipos; el 321 de *E. echeandioides* y el 4015 de *E. montealbanensis* (Cuadros 5, 6, Figura 13 D).

En *E. echeandioides* los citotipos 359 y 360; *E. pubescens* 482, *E. reflexa* (260, 290 y 292) y *E. tenuis* (356 y 484) se observó otro tipo de aberraciones originada por mal funcionamiento del huso acromático y correspondieron a 1 cromosoma retardado. Este tipo de aberración no se detectó en *E. echeandioides* 321, *E. hintonii* 308, *E. mexicana* (357, 236 y 284) y *E. montealbanensis* 4015 (Cuadros 5, 6, Figura 13 E).

El porcentaje de polen inviable varió en las 14 poblaciones de las 7 especies estudiadas (Cuadro 7). De las curvas del porcentaje de células que presentaban aberraciones en anafase 1 (1 o 2 puentes subcromatídicos SAB, intercambio cromatídico tipo-U y cromosomas retardados) en relación con las curvas del porcentaje de polen inviable, se calculó una recta de regresión simple. El mejor ajuste resultó utilizando el logaritmo del probit para el porcentaje de CMP con aberraciones y la transformación probit para el porcentaje de polen inviable en anafase 1 (Cuadro 8, Figura 15).

En virtud de lo anterior, se mostró que existe una correlación significativa ($P < 0.05$; $r = 0.98$), entre el total de CMP con aberraciones en anafase 1 y el porcentaje de polen inviable. Los valores mayores de CMP con aberraciones en anafase 1 se presentaron en el citotipo 359 de *E. echeandioides* con 34.28% y 32.20% de polen inviable. El citotipo 360 también de *E. echeandioides* mostró 31.71% de aberraciones y 29.35% de polen inviable. Cabe mencionar que estos 2 citotipos de *E. echeandioides* mostraron IVs heteromórficos y mayor número de bivalentes heteromórficos en metafase 1.

Cuadro 5. Análisis meiótico en anafase 1 (A1) de células normales e irregulares de 14 poblaciones de 7 especies de *Echeandia*

ESPECIE	POBLACION	CELULAS EN ANAFASE 1 (A1)					
		1 TOTAL	2 NOR. %	3 1PTE %	4 2PTE %	5 P+F %	6 CR %
<i>E.echeandioides</i>	359	1263	65.72	18.68	7.05	5.38	3.17
<i>E.echeandioides</i>	360	1195	68.28	17.40	7.02	4.85	2.42
<i>E.echeandioides</i>	321	1144	97.72	2.19	0.09	---	---
<i>E.hintonii</i>	308	1099	94.17	5.10	0.55	0.18	---
<i>E.mexicana</i>	357	1208	88.74	7.78	2.82	0.66	---
<i>E.mexicana</i>	236	1242	89.13	7.41	2.82	0.64	---
<i>E.mexicana</i>	284	1329	93.60	5.27	0.68	0.45	---
<i>E.montealbanensis</i>	4015	1244	95.34	4.42	0.24	---	---
<i>E.pubescens</i>	482	1422	77.64	12.73	5.34	3.31	0.98
<i>E.reflexa</i>	260	1184	84.38	9.29	3.46	2.45	0.42
<i>E.reflexa</i>	290	1179	82.02	10.43	3.82	3.14	0.59
<i>E.reflexa</i>	292	1384	78.47	12.57	4.99	3.18	0.79
<i>E.tenuis</i>	484	1124	70.37	16.64	7.03	4.63	1.33
<i>E.tenuis</i>	356	1188	81.23	10.77	3.96	3.28	0.76

1 = TOTAL DE CELULAS EN ANAFASE 1 ANALIZADAS POR POBLACION.

2 = TOTAL DE CELULAS EN ANAFASE 1 CON SEGREGACION NORMAL.

3 = TOTAL DE CELULAS EN ANAFASE 1 CON UN PUENTE.

4 = TOTAL DE CELULAS EN ANAFASE 1 CON DOS PUENTES.

5 = TOTAL DE CELULAS EN ANAFASE 1 CON PUENTE + FRAGMENTO.

6 = TOTAL DE CELULAS EN ANAFASE 1 CON CROMOSOMA RETARDADO.

Cuadro 6. Total de células madres del polen (CMP) con irregularidades en A1 en 14 poblaciones de 7 especies de *Echeandia*

ESPECIE Y N°DE POBLACION	CELULAS EN ANAFASE 1 (A1)						
	1 TOTAL	2 NOR	3 1PTE	4 2PTE	5 P+F	6 CR	
<i>E.echeandioides</i>	359	1263	830	236	89	68	40
<i>E.echeandioides</i>	360	1195	816	208	84	58	29
<i>E.echeandioides</i>	321	1144	1118	25	1	--	--
<i>E.hintonii</i>	308	1099	1035	56	6	2	--
<i>E.mexicana</i>	236	1242	1107	92	35	8	--
<i>E.mexicana</i>	357	1208	1072	94	34	8	--
<i>E.mexicana</i>	284	1329	1244	70	9	6	--
<i>E.montealbanensis</i>	4015	1244	1186	55	3	--	--
<i>E.pubescens</i>	482	1422	1104	181	76	47	14
<i>E.reflexa</i>	260	1184	999	110	41	29	5
<i>E.reflexa</i>	290	1179	967	123	45	37	7
<i>E.reflexa</i>	292	1384	1086	174	69	44	11
<i>E.tenuis</i>	356	1188	965	128	47	39	9
<i>E.tenuis</i>	484	1124	791	187	79	52	15

1. = Células en Anafase 1 analizadas por población.

2. = Células con segregación normal.

3. = Células con un puente.

4. = Células con dos puentes.

5. = Células con un puente + Fragmento.

6. = Células con 1 cromosoma retardado.

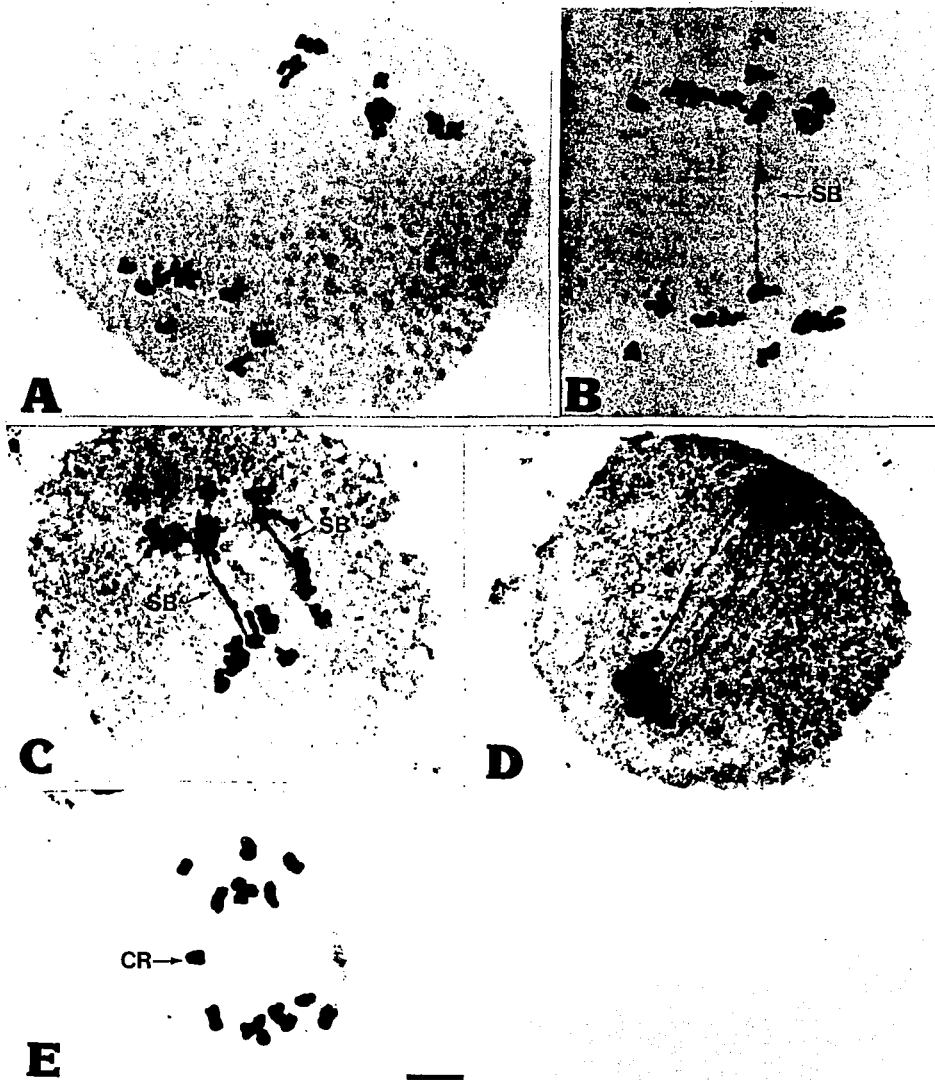


FIGURA 13. CÉLULAS MADRES DEL POLEN EN ANAFASE I, MOSTRANDO: (A) DISTRIBUCIÓN REGULAR DE LOS CROMOSOMAS; 8:8. (B) 1 PUENTE SUBCROMATÍDICO (SB). (C) 2 PUENTES SUBCROMATÍDICOS (SB). (D) INTERCAMBIO CROMATÍDICO TIPO-II, PUENTE (P) Y FRAGMENTO (F). (E) 1 CROMOSOMA RETARDADO. ESCALA 10 μ m.

Cuadro 7. Polen inviable en 14 poblaciones de 7 especies de *Echeandia*

ESPECIE	POBLACION	GRANOS DE POLEN	
		TOTAL	INVIABLES %
<i>E.echeandioides</i>	359	885	32.20
<i>E.echeandioides</i>	360	879	29.35
<i>E.echeandioides</i>	321	614	1.47
<i>E.hintonii</i>	308	824	5.70
<i>E.mexicana</i>	236	714	10.92
<i>E.mexicana</i>	357	689	12.92
<i>E.mexicana</i>	284	877	8.67
<i>E.montealbanensis</i>	4015	692	3.61
<i>E.pubescens</i>	482	865	22.54
<i>E.reflexa</i>	260	726	13.64
<i>E.reflexa</i>	290	817	16.52
<i>E.reflexa</i>	292	874	18.31
<i>E.tenuis</i>	356	798	17.04
<i>E.tenuis</i>	484	823	27.46

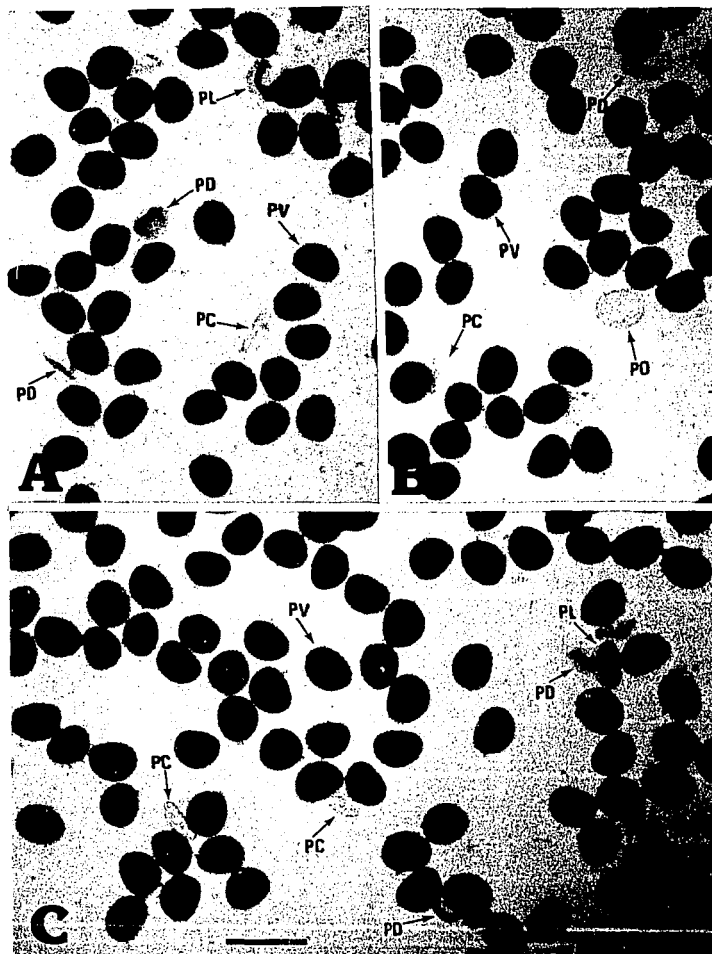


Figura 14. Polen viable e inviable de (A) *E. echeandioides* 359. (B) *E. tenuis* 484. (C) *E. reflexa* 292. Las flechas indican: Polen viable (PV); Polen deforme (PD); Polen media luna (PL); Polen contraído (PC); Polen vacío (PO). Escala 10 μ m .

Cuadro 8. Unidades probit del porcentaje de polen inviable y logaritmo de las unidades probit del porcentaje de células madres del polen (CMP) con aberraciones en A1 de 14 poblaciones de 7 especies de *Echeandia*

POBLACION	CMP CON ABERRACIONES EN A1	PROBIT DE CMP CON ABERRACIONES	LOGARITMO DEL PROBIT DE CMP CON ABERRACIONES EN A1	POLEN INVIABLE	PROBIT DEL POLEN INVIABLE
359	34.283	4.596	0.662	32.20	4.550
360	31.715	4.524	0.655	29.35	4.458
321	2.273	4.464	0.649	1.47	4.402
308	5.823	4.241	0.627	5.70	4.245
236	10.869	4.211	0.624	10.92	4.096
357	11.258	4.115	0.614	12.92	4.046
284	6.396	4.081	0.611	8.67	4.026
4015	4.662	3.989	0.601	3.61	3.902
482	22.363	3.789	0.579	22.54	3.869
260	15.625	3.768	0.576	13.64	3.768
290	17.981	3.478	0.541	16.52	3.641
292	21.532	3.428	0.535	18.31	3.419
356	18.771	3.325	0.522	17.04	3.201
484	29.626	3.004	0.478	27.46	2.829

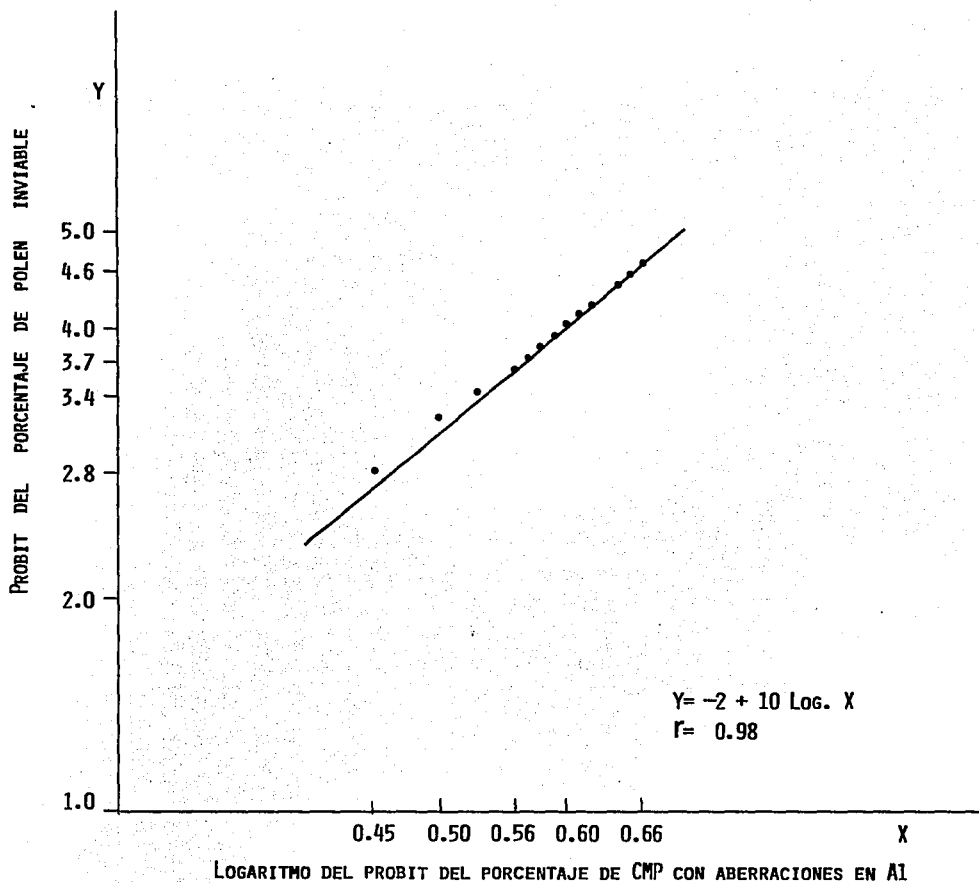


FIGURA 15. LÍNEA DE REGRESIÓN ENTRE EL PROBIT DEL PORCENTAJE DEL POLEN INVIABLE Y LAS CÉLULAS CON ABERRACIONES EN ANAFASE I (A1) DE 14 POBLACIONES DE 7 ESPECIES DE Echeandia.

V. DISCUSION

CARIOTIPOS Y CITOTIPOS

Las 14 poblaciones de las 7 especies de *Echeandia* analizadas fueron diploides con $2n= 16$ y $n= 8$. El número $2n= 16$ coincide con lo informado por otros autores para 7 especies diploides de *Echeandia* (Schnarf y Wnderlich, 1939; Palomino y Romo, 1987; 1988; Martínez, 1988; Romero, 1988; Cruden, 1994) y con el número básico $X= 8$, propuesto por Palomino y Romo (1988) para el género.

Cada especie tuvo un cariotipo diferente mostrando variación interespecífica en la proporción de metacéntricos, submetacéntricos y subtelocéntricos. Todas las especies mostraron 2 pares de cromosomas con satélites, pero variaban en su morfología y en algunos casos se presentaban en pares heteromórficos.

La variación intraespecífica fue evidente en los cariotipos de *E. echeandioides*, *E. mexicana*, *E. reflexa* y *E. tenuis* donde se analizaron más de una población pudiendo definir distintos citotipos en cada una de ellas. Es importante señalar que los individuos de cada población tuvieron el mismo citotipo en todos los casos analizados. La variación intraespecífica mostrada por la aparición de diferentes citotipos en las poblaciones de las 4 especies fue estructural y se manifestó en pares de cromosomas heteromórficos. En *E. echeandioides* 359 se determinaron 3 pares, 2 en *E. tenuis* 484 y 1 en *E. echeandioides* 360, *E. reflexa* 292 y *E. tenuis* 356. Estas poblaciones fueron las que más cambios estructurales presentaron en sus cromosomas. Variaciones estructurales en los citotipos de diversas especies se deben a rearrreglos génicos estructurales (Ranganath y Krishnappa, 1990; Tamura, 1990), producidos por traslocaciones desiguales (Stebbins, 1971; Kenton, 1981; 1985; Kenton *et al.*, 1987), que originan deleciones y pérdida de material hereditario (Sinhna y Roy, 1979) dando por resultado cromosomas heteromórficos, como los observados en 3 pares cromosómicos en el citotipo 359 de *E. echeandioides* y uno en *E. echeandioides* 360, (Figura 2 A y B). *E. reflexa* 292; *E. tenuis* 356; *E. tenuis* 484 (Figura 3. L.M.N). La presencia de estos pares cromosómicos heteromórficos en mitosis fueron corroborados en bivalentes y tetravalentes heteromórficos en la metafase I de la meiosis de estas plantas. La aparición de citotipos estructurales y numéricos ha sido observada en poblaciones mexicanas de *Echeandia leptophylla*, y *E. nana*. En *E. leptophylla*, Romero (1988) observó los números somáticos $2n= 16$, 32, y 48, así como plantas aneuploides con $2n= 47$ y 49. Este autor también observó en los citotipos hexaploides (6X) cambios estructurales en sus cromosomas producidos por traslocaciones desiguales evidenciado en IIs heteromórficos en metafase I de meiosis y detectados en sus

cariotipos por pares heteromórficos. En 8 poblaciones de *E. nana* Martínez (1988) informa la presencia de dos citotipos distintos en base a variación de metacéntricos, submetacéntricos y cromosomas con satélites, ocasionados también por traslocaciones desiguales.

La existencia de pares cromosómicos homólogos de tipo heteromórficos también ha sido informado, en *Lachenalia*, donde Riley (1962) encuentra cambios estructurales en pares heteromórficos de *L. orchioides*, *L. pallida* y *L. pustulata*. Vijayavalli y Mathew (1990) definen citotipos diferentes en 4 poblaciones de *Gloriosa superba* L originados por cromosomas heteromórficos, debidos a deleciones.

La presencia de citotipos estructurales y numéricos se ha informado también en un gran número de géneros como son: *Ornithogalum* (Leighton, 1944 y 1945; Czapik, 1965), *Smilacina*, (Sen, 1973), *Dianella*, Sen (1975), *Polygonatum*, (Tamura, 1990) *Gloriosa* (Vijayavalli y Mathew, 1990) *Scilla* (Sato, 1942; Haga y Noda, 1958; 1976; Gimenez-Martin, 1959); Noda, 1961 y 1967; Roy, 1971), y que se originaron por deleciones traslocaciones, aneuploidias y poliploidias.

En 46 poblaciones de *Scilla scilloides*, Araki (1975, 1977, 1985), Araki *et al.* (1976), informan la aparición de citotipos diploides, poliploides y aneuploides. Estos autores encuentran que estos citotipos pueden ser originados por reproducción asexual, via multiplicación de bulbos y forman grupos de plantas con el mismo citotipo (Haga y Noda, 1976; Araki, 1985; Araki *et al.*, 1976). Esto indica que la propagación de citotipos por reproducción vegetativa es común en la naturaleza y se evidenció en las poblaciones de *Echeandia*, donde se analizaron más de 2 colecciones donde cada una de ellas mostró el mismo citotipo para los individuos de la población.

La aparición de citotipos producidos por fusiones y fisiones Robertsonianas, traslocaciones y deleciones así como por poliploidias, también ha sido comunmente observadas en especies de Commelinaceae (Kenton, 1981), Iridaceae (Brighton, 1976; 1977a), Poaceae (Kumar and Gohil, 1990) Acanthaceae (Piovano and Bernardello, 1991) y Leguminosae (Palomino y Vázquez, 1991a).

La posición y tamaño de los satélites en los cromosomas de los 14 citotipos de *Echeandia* también presentaron una gran variación, ya que se observaron en metacéntricos, submetacéntricos o subtelocéntricos en los diferentes citotipos. Únicamente en el citotipo 359 de *E. echeandioides* uno de los pares presentó el satélite en el brazo largo de un submetacéntrico heteromórfico. La heteromorfía en cromosomas con satélite también se observó en *E. imbricata* 484 y *E. reflexa* 292, en ambos casos los homólogos fueron de diferente tamaño. La variación en el tamaño y posición de los satélites es debida a rearrreglos estructurales particularmente traslocaciones desiguales involucradas en el complemento

cromosómico de estas especies, los cuales son asociados con procesos de especiación al originar diferentes citotipos (Patil y Chennaveeraiah, 1975), y se han observado también en *Gibasis pulchella* por Kenton (1988).

La longitud total de la cromatina (LTC) de 14 citotipos, presentó una gran variación y fueron diferentes en todas las poblaciones ($P < 0.05$) corroborando que los 14 citotipos fueron distintos (Figura 7). El valor mayor se obtuvo en el citotipo 359 de *E. echeandioides* ($LTC = 108.59\mu\text{m}$) y correspondió a más del doble en relación al observado en el citotipo 321 ($LTC = 47.00\mu\text{m}$) de la misma especie. Una situación similar se observó en *E. reflexa* 292 ($LTC = 97.27\mu\text{m}$), en relación al citotipo 290 ($LTC = 44.24\mu\text{m}$) de la misma especie. También en *E. tenuis*, el citotipo 484 ($LTC = 75.93\mu\text{m}$) fue muy variable al compararlo con el tamaño del otro citotipo analizado y que correspondió al 356 ($LTC = 58.13\mu\text{m}$).

Aunque el contenido de ADN total resulta un parámetro más confiable para determinar el tamaño de los genomas ya que es estimado por espectrofotometría de barrido y se cuantifica a través de una respuesta de absorbancia en nucleos teñidos de Feulgen, en comparación con la LTC obtenida en los 14 citotipos de *Echeandia* que se evaluó considerando la suma de las longitudes de los cromosomas del complemento, las variaciones en la LTC en los citotipos de *E. echeandioides*, *E. mexicana*, *E. reflexa* y *E. tenuis*, analizados en este trabajo, fueron evidentes ($P < 0.05$).

Cabe señalar que Palomino (en preparación) determinó el contenido de ADN en poblaciones de *E. reflexa*, *E. echeandioides* y *E. mexicana* de localidades diferentes a las incluidas por este trabajo. Esta autora obtuvo que el contenido total de ADN en 3 citotipos de *E. reflexa* varió 17%. En 3 de *E. echeandioides* la variación fue del 16% y en 2 citotipos de *E. mexicana* determinó 9% de variación entre ellos. Estos resultados muestran que existe variación en el tamaño de los citotipos (en relación a la cantidad de ADN) que ocurren en diferentes especies de *Echeandia*, lo cual se evidenció también en las variaciones del tamaño de estos citotipos evaluados a partir de la LTC, que fue el procedimiento que se utilizó en este trabajo.

Bennett (1972) determinó que las variaciones en el contenido de ADN se deben principalmente a secuencias de ADN repetitivas, que no codifican funciones y lo llamó "efecto nucleotípico". El efecto nucleotípico es considerado como el efecto del ADN en el fenotipo aparte del que codifica funciones y tiene influencia en el desarrollo de varios parámetros celulares como son el tamaño de los cromosomas, el volumen nuclear, celular y la duración del ciclo mitótico y meiótico (Bennett, 1972).

Kenton (1982; 1983; 1988) al cuantificar el ADN en citotipos de varias especies de *Gibasis*, encontró una relación entre las variaciones del contenido de ADN nuclear y las

diferencias estructurales en los diferentes citotipos de *Gibasis rhodantha*, *G. linearis*, *G. speciosa* y *G.sp.aff. rhodantha*. Estas plantas mostraron también variaciones morfológicas pequeñas. Esta autora también observó una correlación positiva entre el contenido de ADN de estos citotipos en relación a la altitud y latitud de las localidades donde crecen estas plantas.

En las especies estudiadas de *Echeandia* se observó que los citotipos que presentaron una mayor cantidad de ADN (LTC) fueron los que más cambios estructurales presentaron en sus cromosomas, como fue el caso de los citotipos 359 y 360 de *E. reflexa* 292 y el 484 de *E. tenuis*. En las especies de *Echeandia* que mostraron citotipos, las características morfológicas de las plantas no variaron como fue el caso de los citotipos de *Gibasis rhodantha*, *G. linearis*, *G. speciosa* y *G.sp.aff. rhodantha*, donde Kenton evidenció pequeñas variaciones morfológicas en las plantas de estos citotipos.

COMPORTAMIENTO MEIOTICO EN METAFASE 1 (M1) DE LAS ESPECIES Y CITOTIPOS DE *Echeandia*.

En metafase 1 de la microesporogénesis se observó el número haploide de $n=8$ en las 14 poblaciones de las 7 especies de *Echeandia* estudiadas. Esto concuerda con el $n=8$ informado para 17 especies del mismo género (Cuadro 1, apéndice) (Cruden, 1981; Cruden, 1986a; Cruden, 1987; Martínez, 1988; Cruden, 1993). y con el $2n=16$ en 7 de las 33 especies investigadas (Cruden, 1981; Cruden, 1986a; Cruden, 1987; Martínez, 1988; Cruden, 1993).

En base a todos los números informados y a los obtenidos en este análisis cromosómico de $n=8$ y $2n=16$ para las 7 especies estudiadas (Cuadros 2 y 6), corroboramos el $X=8$, y congruente también con los números gaméticos y somáticos en los poliploides informados y que corresponden a: $2x$, $3x$, $4x$, $8x$ y $10x$, lo que nos permite considerar al género *Echeandia* como un género monobásico con $X=8$.

Las variaciones observadas en el cariotipo de algunas de las 14 poblaciones de *Echeandia* y que correspondieron a pares de cromosomas heteromórficos se evidenciaron como bivalentes (II) y tetravalentes (IV) heteromórficos en M1 (Cuadro 5). Se observaron de 1 a 4 IIs heteromórficos en 11 citotipos que correspondieron a *E. echeandioides* (359, 360, 321), *E. mexicana* (357 y 284) *E. pubescens* (482); *E. reflexa* (260, 290 y 292) y *E. tenuis* (356 y 484) (Cuadro 5). Únicamente se presentaron IVs heteromórficos con bivalentes (IIs) en 2 citotipos de *E. echeandioides* (359 y 360) y de 1 a 4 bivalentes

heteromórficos en 11 poblaciones de *Echeandia* (Cuadro 5). Estos IIs y IVs heteromórficos se han producido por intercambios heterocigóticos es decir, traslocaciones intracromosómicas desiguales en 1 a 4 pares de cromosomas de los complementos de estas plantas y deleciones. Estas aberraciones también se han evidenciado en especies de diversas familias (Brandham, 1970; Brandham y Johnson, 1977, Jones, 1978; Jones *et al.*, 1975; Kenton, 1981; Kenton *et al.*, 1985; 1987; Palomino y Vázquez, 1991a). Cabe señalar que en el caso de algunos citotipos donde se evidenciaron IIs heteromórficos en M1 no se observaron pares de cromosomas heteromórficos en mitosis como fue el caso de *E. mexicana* (357 y 284); *E. pubescens* (482); *E. reflexa* (260 y 290) y *E. tenuis* (356 y 484) (Cuadro. 5). Esta situación pudo deberse a: 1.- la traslocación fue de tamaño muy pequeño ó 2.- a que fue una traslocación igual en los cromosomas donde se llevó a cabo este rearreglo.

Es importante resaltar que no existen estudios de IIs heteromórficos en Liliaceas a pesar que se han evidenciado pares heteromórficos en mitosis en la tribu *Aloineae* (Brandham y Johnson, 1977). La aparición de IV heteromórficos ha sido observado en plantas diploides ($2n= 10$) de *Gibasis pulchella* heterocigóticas para un intercambio (Kenton, 1985; 1987). La formación de cuadrivalentes heteromórficos también se ha evidenciado en plantas diploides ($2n= 14$) de *Astroloba foliolosa* (Brandham, 1973).

Brandham (1973; 1974; 1976); Brandham y Johnson (1977) los han evidenciado en varias especies de la tribu *Aloineae* encontrando que estos intercambios aparecen con una frecuencia del 3.4% (Brandham, 1976), que fueron generalmente asimétricos y originados por fusiones Robertsonianas.

En *Hauworthia reinwardtii* var. *chalumensis* todas las plantas fueron heterocigóticas para varios intercambios cromosómicos asimétricos y son individuos que corresponden a un clon originado por reproducción vegetativa (Brandham, 1974).

De las 7 especies analizadas, únicamente 2 citotipos de *E. echeandioides* (359 y 360) presentaron variaciones mayores en sus genomas debido además de IIs heteromórficos a la aparición de IVs también heteromórficos, lo que se reflejó en variaciones mayores en los cromosomas de estos citotipos.

COMPORTAMIENTO MEIOTICO EN ANAFASE 1 (A1) DE LAS ESPECIES Y CITOTIPOS DE *Echeandia*.

El análisis de anafase 1 en las 14 poblaciones de *Echeandia* mostró aberraciones subcromatídicas (SAB) que forman un puente sin fragmento acéntrico, intercambios cromatídicos tipo-U que originan un puente y un fragmento acéntrico y cromosomas

retardados en proporciones menores a los evidenciados en metafase 1. Brandham (1970), evidenció que los SAB y Tipo-U en especies de *Aloineae* y determinó que son el resultado de un mal funcionamiento en los sitios de formación de los quiasmas.

Todas las poblaciones de *Echeandia* mostraron 1 y 2 SAB en porcentajes variables y mayores a las de intercambios cromatídicos tipo-U. Los citotipos 321 de *E. echeandioides* 321, de *E. montealbanensis* 4015, no presentan intercambios tipo-U solo se observaron SAB. Los intercambios cromatídicos tipo-U han sido observados en 186 plantas de 167 taxa de la tribu *Aloineae* en porcentajes de 1% hasta 20%, aunque en algunos casos fueron de origen híbrido (Brandham, 1970). En 41 plantas este autor observó solamente errores cromatídicos tipo-U mientras que 104 de ellas mostraron tipo-U y SAB simultáneamente, siendo los últimos los más frecuentes, situación similar a lo observado en 12 poblaciones de *Echeandia*.

En 8 poblaciones de *Echeandia* se pudo observar la segregación anormal de un cromosoma retardado en bajos porcentajes, en citotipo 260 de *E. reflexa* de 0.42% y el mayor en el 359 de *E. echeandioides* de 3.17%. La aparición de cromosomas retardados es poco frecuente en la naturaleza y han sido observados en anafase en mitosis de granos de polen en clones de varias poblaciones de *Tradescantia commelinoides* (Kenton *et al.*, 1988).

Estos autores encontraron en estos clones una alta inestabilidad genómica presentando numerosas sustituciones céntricas que originan rompimientos espontáneos, reuniones y disturbios en los mecanismos de control como los que originan cromosomas retardados. Estos autores proponen que la frecuencia alta de rearrreglos estructurales que evidenciaron en estas plantas además de los cromosomas retardados, proveen a los clones de un período de inestabilidad, conduciendo a estos genotipos a el establecimiento de un nuevo equilibrio. Esta situación representa una fuente importante de variabilidad para las especies con un grado alto de reproducción vegetativa.

Los citotipos de *Echeandia* que mostraron en cada una de las poblaciones diferentes porcentajes de cambios estructurales (cromosomas heteromórficos, IIs y IVs heteromórficos, SAB, tipo-U y cromosomas retardados), en sus genomas producidos por traslocaciones desiguales, deleciones e intercambios heterocigóticos. Estos mecanismos de variabilidad en sus cromosomas aparentemente se han mantenido en estas plantas por reproducción vegetativa via multiplicación de bulbos, y les ha permitido colonizar nuevos habitats lo cual es muy común en las especies de *Echeandia*.

Estos citotipos de *Echeandia* evidenciados en este trabajo presentan una alta inestabilidad genómica, provocada por rearrreglos estructurales que representan un importante recurso de variabilidad en estas especies que se reproducen vegetativamente manteniendo esta variabilidad en las diferentes poblaciones. Estos mecanismos han permitido a estas especies un mayor potencial de cambios, distribución, y colonización en nuevos habitats.

RELACION DE POLEN INVIABLE Y TOTAL DE ANAFASES 1 CON ABERRACIONES EN LAS ESPECIES Y CITOTIPOS DE *Echeandia*.

De las 14 poblaciones de las 7 especies de *Echeandia* estudiadas, se observó que los citotipos que presentaron un número mayor de cambios estructurales en mitosis (cromosomas heteromórficos), en metafase 1 (bivalentes y tetravalentes heteromórficos) y en anafase 1 (aberraciones subcromatídicas 1 SAB, y 2 SAB, intercambios cromatídicos tipo-U y cromosomas retardados) y también mostraron mayores porcentajes de polen inviable, es decir polen contraído, vacíos o de tamaño menor a la mitad del tamaño de los granos de polen normales, ($r=0.98$ Figura 15).

Los 2 citotipos (359 y 360) de *E. echeandioides*, el 484 de *E. tenuis* y el 292 de *E. reflexa* fueron los que mostraron mayor porcentaje de aberraciones en anafase 1 (34.28%; 31.71%; 29.62%; 21.53%) y mayores porcentajes de polen inviable (32.20%; 29.35%; 27.46%; 18.31%) respectivamente.

Los granos de polen de tamaño menor, se originaron por una no disyunción en la formación de las tétradas debido a los intercambios, inversiones y/o a los cromosomas retardados.

Una situación similar ha sido observado en especies poliploides de *Mammillaria prolifera* por Johnson (1980). Generalmente las plantas que son heterocigóticas para intercambios e inversiones estructurales, muestran una reducción en los porcentajes de polen viable, como en el caso de el polen en los citotipos de *Echeandia*. También en *Gibasis pulchella*, las plantas heterocigóticas para un intercambio presentaban una alta correlación con la reducción en el porcentaje de polen viable hasta en un 50% en relación a los intercambios heterocigóticos (Kenton, 1986).

VI. CONCLUSIONES.

1.- Se considera a *Echeandia* como un género monobásico con $X=8$, en base a los resultados obtenidos en este trabajo de $n=8$ y $2n=16$ para las 14 poblaciones de las 7 especies estudiadas. El $X=8$ también coincide con el $2n=16$ ya informado para 20 especies diploides y con el $2n=24(3X)$; $32(4X)$; $40(5X)$; $48(6X)$; $64(8X)$; $80(10X)$; y $84(11X-4)$ de 15 especies poliploides.

2.- Las 7 especies de *Echeandia* estudiadas mostraron cariotipos diferentes, que variaron en el número de metacéntricos, submetacéntricos y subtelocéntricos. Las 14 poblaciones de las 7 especies de *Echeandia* presentaron 2 pares de cromosomas con satélites y en 5 citotipos de: *E. echeandioides* (359 y 360) *E. reflexa* (292) y *E. tenuis* (356 y 484) presentaron de 1 a 3 pares de cromosomas homólogos de tipo heteromórficos.

3.- En las poblaciones de *E. echeandioides*, *E. mexicana*, *E. reflexa* y *E. tenuis*, se observaron citotipos diferentes en cada una de las poblaciones estudiadas por variación en:

a).- Sus fórmulas cromosómicas debidas a pares de cromosomas homólogos de tipo heteromórfico, variación en el tipo de cromosoma donde se presentaban los 2 pares con satélites. La presencia de pares heteromórficos se evidenciaron en metafase 1 de la meiosis por bivalentes (II) y tetravalentes (IV) de tipo heteromórfico producidos por traslocaciones, intercambios y deleciones heterocigóticas.

b).- En anafase 1 se evidenciaron en menor proporción que los rearrreglos mencionados en el inciso a, intercambios cromatídicos heterocigóticos de 2 tipos: (1) aberraciones subcromatídicas (1 SAB y 2 SAB). El porcentaje menor de 1 SAB igual a 2.19%, se observó en el citotipo 321 de *E. echeandioides*, mientras que el mayor de 18.68% en *E. echeandioides* 359. Para 2 SAB, el porcentaje menor de 0.09% se observó en el citotipo 321, de *E. echeandioides* y el mayor de 7.05% en *E. echeandioides* 359.

Los intercambios cromatídicos tipo-U no se observaron en *E. echeandioides* 321 y *E. montealbanensis* 4015. El porcentaje menor de 0.18% correspondió a *E. hintonii* 308 y el mayor de 5.38% a *E. echeandioides* 359. Los cromosomas retardados solo se observaron en 8 citotipos. El porcentaje menor de 0.42% en *E. reflexa* y el mayor de 3.17% en *E. echeandioides* 359.

c).- También se determinó que la longitud total de la cromatina (LTC) fue diferente en los 14 genotipos estudiados.

4.- Se obtuvo una alta correlación ($r=0.98$) entre el porcentaje de polen inviable y el número total de aberraciones en anafase 1 de la meiosis. Las poblaciones con porcentajes mayores de polen inviable, mostraron los valores mas altos de aberraciones cromosómicas en anafase 1.

5.- La variación interespecífica en los cariotipos de estas especies y la intraespecífica mostrada por los citotipos en *E. echeandioides*, *E. mexicana*, *E. reflexa* y *E. tenuis*, es ocasionada por el mismo patrón de variación que corresponde primordialmente a traslocaciones e intercambios cromatídicos heterocigóticos espontáneos en estas plantas.

6.- Con los resultados obtenidos en este trabajo podemos proponer que los rearrreglos cromosómicos como son las traslocaciones, evidenciadas en metafase 1 como IIs y IVs heteromórficos y los intercambios cromatídicos, mostrados por los puentes con y sin fragmento en anafase 1 han sido relevantes en la evolución cromosómica de las especies de *Echeandia* proporcionando a estas plantas un mayor potencial de colonización y distribución de nuevos habitats.

VII. BIBLIOGRAFIA

- Araki, H. 1975. Cytogenetics of *Scilla scilloides* Complex V. The relationship between two adjacent natural population. *The Nucleus* **18**: 1-6.
- _____. 1977. Year-after-year occurrence of aneuploids in a natural population of *Scilla scilloides* complex. *Bull. Fukuoka Univ. Educ.* **26 (III)**: 77-83.
- _____. 1985. The distribution of diploids and polyploids of the *Scilla scilloides* complex in Korea. *Genetica* **66**: 3-10.
- _____, Hidaka, S., and Takahashi, S. 1976. Cytogenetics of the *Scilla scilloides* complex. VI. The Structures of Natural Population. *Bot. Mag. Tokyo* **89**: 83-91.
- Barlow, P.W. and Nevin, D. 1976. Quantitative Karyology of Some Species of *Luzula*. *Plant Syst. Evol.* **125**: 77-86.
- Bennett, M.D. 1972. Nuclear DNA content and minimum generation time in plants. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, **181**: 109-135.
- _____. & Smith, J.B. 1976. Nuclear DNA amount in angiosperms. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **274**: 227-274.
- _____, Smith, J.B. & Heslop-Harrison, J. S. 1982. Nuclear DNA amounts in angiosperms. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **216**: 179-199.
- _____, Heslop-Harrison, J.S., Smith, J.B. & Ward, J.P. 1983. DNA density in mitotic and meiotic metaphase chromosomes of plants and animals. *J. Cell Sci.* **63**: 173-179.
- _____. 1984. The genome, the natural karyotype and biosystematics. *In*: W.F. Grant (ed.). *Plant Biosistematics*. Academic Press, London and New York, pp. 41-46.
- _____, and Smith, J.B. 1991. Nuclear DNA amount in Angiosperms. *Phil. Trans. R. Soc Lond. B.* **334**: 309-345.
- Brandham, P.E. 1969. Inversion heterozygosity and sub-chromatid exchange in *Agave stricta*. *Chromosoma (Berl.)* **26**: 270-286.
- _____. 1970. Chromosome behaviour in the *Aloineae* III. Correlations between spontaneous chromatid and subchromatid aberrations. *Chromosoma (Berl.)* **31**: 1-7.
- _____. 1973. The Chromosomes of the Liliaceae: III. New cases of interchange hybridity in the *Aloineae*. *Kew Bull* **28**: 341-350.
- _____. 1974. Interchange and inversion polymorphism among populations of *Haworthia*

reinwardtii var. *chalumnensis*. Chromosoma 47: 85-108.

- _____. 1976. The frequency of spontaneous structural change. In K. Jones and P.E. Brandham, (eds.): Current Chromosome Research, 77-87. Amsterdam, Elsevier North Holland Biomedical Press.
- Brandham, P.E. and Johnson, M.A.T. 1977. Population cytology of structural and numerical chromosome variants in the *Aloineae* (Liliaceae). Plant Syst. Evol. 128:105-122.
- Brighton, C.A. 1976. Cytological problems in the genus *Crocus* (Iridaceae): I. *Crocus vernus* aggregate. Kew Bull. 31: 33-46.
- _____. 1977a. Cytological problem in the genus *Crocus* (Iridaceae): II. *Crocus cancellatus* aggregate. Kew Bull. 32: 33-45.
- _____. 1977b. Cytology of *Crocus sativus* and Its Allies (Iridaceae). Plant Syst. Evol. 128:137-157.
- _____. 1978. Telocentric Chromosomes in Corsican *Crocus* L. (Iridaceae). Pl.Syst.Evol. 129: 299-314.
- Conger, A.D. and Farichil, L.M. 1953. A quick Freeze Method for Making Smear Slides Permanent Stain. Tech. 28:281-283.
- Cronquist, A. 1968. The Evolution and Classification of Flowering Plants. Houghton Mifflin, Boston. 396 p.
- Cruden, R.W. 1981. New *Echeandia* (Liliaceae) from México. Sida. 9: 139-146.
- _____. 1986a. New Species of *Echeandia* (Liliaceae) from Central América. Phytologia. 59: 373-380.
- _____. 1986b. New combinations in *Echeandia* and *Hagenbachia* (Liliaceae). Phytologia. 59: 373-379.
- _____. 1987. New Species of *Echeandia* (Liliaceae) from Nueva Galicia. Contr. Univ. Mich. Herb. 16: 129-133.
- _____. 1993. New Species of *Echeandia* (Liliaceae) From Oaxaca, Mexico. Phytologia. 74: 128-137.
- _____. 1994. 3. *Echeandia* Ortega. In G. Davidse, M.S. Sousa y A.O. Charter, (eds): Flora Mesoamericana, Alismataceae a Cyperaceae, Vol. 6, 27-30. México, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología.
- Cruden, R.W. and McVaugh, R. 1989. *Echeandia* Orteg. In W.R. Anderson, (ed): Flora Novo-Galiciana, Bromeliaceae to Dioscoreaceae, Vol. 15, 178-197. USA, The University of Michigan Herbarium Ann Arbor.
- Chapman, G.P. 1981. Genetic variation within *Vicia faba*. Faba Bean Inf. Serv.

- Christopher, J. and Jacob, B. 1990. Cytology of a new hexaploid cytotype of *Coix lacryma* Jobi Linn. *Cytologia* 55: 57-60.
- Czapik, R. 1965. Karyotype analysis of *Ornithogalum umbellatum* L. and *O. gussonei* Ten. *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 8: 21-34.
- Dahlgren, R.M.T.; Clifford, H.T.; Yeo, P.F. 1985. The Families of the Monocotyledons. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. New York. Tokio. 520 p.
- Darlington, C.D. 1937. Recent Advances in Cytology 2nd edition Blakinstons: McGraw-Hill Book Company, New York. 125 p.
- _____, Kefallinou, M. 1957. Correlated chromosome aberrations at meiosis in *Gasteria*. *Chromosoma (Berl.)* 8: 364-370.
- Datta, P.C. and De, B. 1990. Karyology of some Indian *Ammonaceae*. *Cytologia*. 55: 187-196.
- Dover, G.A. 1982. Molecular drive; a cohesive mode of species evolution. *Nature (London)* 299: 111-117.
- Dyer, J. 1979. Investigatin Chromosomes. Edward Arnold. London. 1a edición. 215. p.
- Fisher, R.A. y Yates, F. 1963. Statistical Tables for Biological, Agricultural and Medical Research, Oliver & Boys, Edinburgh. 10-73.
- García, V.A. 1985. Sistemas Robertsonianos: Su papel en evolución cromosómica en plantas superiores. *In* Memorias del seminario sobre la investigación genética básica en el conocimiento y evaluación de los recursos genéticos. Jardín Botánico del Instituto de Biología, UNAM. pp 41-53.
- _____. 1990. Técnicas y Procedimientos de Citogenética Vegetal. Ed. Universidad Autónoma de Chapingo, México, 196 p.
- Gimenez-Martín, G. 1959. Numero cromosomica en especies de *Scilla*. *Genet. Iber.* 11: 97.
- Gupta, R. y Gupta, P.K., 1978. Karyotypic studies in the genus *Crotalaria* Linn. *Cytologia*. 43: 357-369.
- Grime, J.P. and M.A. Nowforth. 1982. Variation in genome size and ecological interpretation. *Nature*. 229: 151-153.
- Haga, T. and Noda, S. 1958. Cytogenetic population structure of *Scilla scilloides* Druce: a complex. *Proc. Xth Intern. Congr. Genet.* 2: 109.
- _____. and _____. 1976. Cytogenetics of The *Scilla scilloides* Complex. I. Karyotype, genome and population. *Genetica* 46:161-176.
- Hutchinson, J. 1959. The Families of Flowering Plants. Vol. I, II. Oxford University Press, London. Jackson, R.C. 1985. Genomic differentiation and its effect on gene flow. *Syst. Bot.* 10: 391-404.

- John, B. 1976. Population Cytogenetics. Ed. Arnold. The Camelot Press. Ltd. South Ampton, England. 76 p.
- Johnson, M.A.T. 1980. Further cytological investigations in *Mammillaria prolifera* and other *Mammillaria* species. Cact. Succ. J. Gt. Brit. 42: 43-47.
- Jones, R.N. 1967. Cytological studies in *Secale* an *Allium*. Ph. D. Thesis, University of Wales.
- Jones, K., Papes, D. and Hunt D.R. 1975. Contribution to the Cytotaxonomy of the Commelinaceae. II. Further observations on *Gibasis geniculata* and its allies. Bot. J. Linn. Soc. 71: 145-166.
- Jones, K. 1977. The Role of Robertsonian Change in Karyotype Evolution in Higher Plants. Chromosome Today, 6:121-129.
- _____. 1978. Aspects of chromosomes evolution in plants *In: Advances in Botanical Research*. H.W. Woolhouse (ed) Academic Press, San Francisco. pp. 119-194.
- Kato, Y.T.A. 1978. La investigación básica en el plasma germinal. *In: T. cervantes S. (ed.). Recursos Genéticos Disponibles a México*. SOMEFI. Chapingo, México, pp 49-55.
- Kenton, A. 1978. Giemsa C-banding in *Gibasis* (Commelinaceae). Chromosoma 65: 309-324.
- _____. 1981. Chromosome Evolution in the *Gibasis linearis* Alliance (Commelinaceae). I. The Robertsonian differentiation of *G. venustula* and *G. speciosa*. Chromosoma (Berl.) 84: 291-304.
- _____. 1982. Chiasma Frequency Effects of Structural Chromosome Change. Chromosoma (Berl.) 85: 673-686.
- _____. 1983. Quantitative and qualitative chromosome change in the evolution of *Gibasis*. Kew Chromosome Conference II. George Allen and Unwin, pp. 273-281.
- _____. 1984. Chromosome evolution in the *Gibasis linearis* group (Commelinaceae). III. DNA variation, chromosome evolution, and speciation in *G. venustula* and *G. heterophylla*. Chromosoma 90: 303-310.
- _____. , Owens, S.J. and Langton, D. 1985. The origin of ring-formation and self-compatibility in *Gibasis pulchella* (Commelinaceae). Kew Chromosome Conference. III. 75-84.
- _____. 1986. Importancia de los Cromosomas en la Especiación y Evolución como Base para el Conocimiento y Caracterización de Especies Vegetales con Valor Potencial. *In: G. Palomino (ed.), 11-36. III Seminario Maximino Martínez, 1986. La aplicación de la Citogenética en el conocimiento biológico de los Recursos Vegetales en México. Jardín Botánico UNAM, México.*

- _____, Davies, A. and Jones, K. 1987. Identification of Renner complex and duplication in permanent hybrids of *Gibasis pulchella* (Commelinaceae) Chromosoma. (Berl.) 95: 424-434.
- _____, Langton, D. and Coleman, J. 1988. Genomic instability in a clonal species, *Tradescantia commelinoides* (Commelinaceae). Genome 30: 734-744.
- Kumar, K.K. and Gohil, R.N. 1990. Cytological Studies on some Kashmir grasses. VI. Cytomorphological polymorphism in *Alopecurus aequalis* Sobol. Cytologia 55: 217-223.
- Lacadena, J.R., M.C. Ceremenc and J.L. Santos. 1984. Evidence for wheat rye nucleolar competition (amphiplasty) in Triticale by silver-staining procedure. Theor. Appl. Genet. 67: 207-213.
- Lacadena, J.R. 1988. Genética. A.G.E.S.A., Madrid. 1303. p. Leighton, F.M. 1944. A revision of South African species of *Ornithogalum* L. So., Afr. J. Bot., 10: 83-110.
- _____. 1945. A revision of the South African species of *Ornithogalum* L. Part III. J. So. Afr. Bot., 11:135-189.
- Levan, A., Fredga, K., and Sandberg, A. 1964. Nomenclature for Centromeric Position on Chromosomes. Hereditas. 52: 201-219.
- Lewis, K.R., John, B. 1966. The meiotic consequences of spontaneous chromosome breakage. Chromosoma (Berl.) 26: 105-118.
- Lewis, W.H. 1979. Polyploidys. Plenum Press, N.Y. 548. p.
- Martinez, R.F.J. 1988. Estudio Cariotípico de la especie *Echeandia nana* (Baker) Cruden de la Familia Liliaceae. Tesis Profesional (Licenciatura). Fac. Ciencias UNAM.
- McClintock, B. 1941. The stability of broken ends of chromosomes in *Zea mays*. Genetics, 26: 234-282.
- McClintock, B. 1951. Chromosome organization and genic expression. Cold Spring Harbor. Symp. Quant. Biol. 16: 13-47.
- Montes, J. 1978. Estrategia para la conservación de los recursos genéticos. In: T. Cervantes S. (de.). Recursos Genéticos Disponibles a México. Ed. SOMEFI, México, pp. 29-35.
- Newman, L.J. 1967. Meiotic chromosomal aberrations in wild populations of *Podophyllum peltatum*. Chromosoma (Berl.) 22: 258-273.
- Noda, S. 1961. Chiasma studies in structural hybrids. VIII. Further evidences for Chiasma formation by crossing over in reciprocal translocations of *Scilla scilloides*. Japan. J. Genet., 42: 89-93.
- _____. 1967. Cytogenetics of relationship between *Lilium leichtlinii* var. *leichtlinii*

- and *L. maximowiczii*. Jap. J. Breeding, 17: 173-176.
- O'Brien, J. 1982. Genetic Maps 2. pp. 406, Natl. Cancer Inst., Frederick, Maryland, U.S.A.
- Palomino, H.G. 1986. Estudios citogenéticos como apoyo al conocimiento de los recursos genéticos. In La Aplicación de la citogenética en el conocimiento de los recursos vegetales en México. III Seminario Maximino Martínez. Jardín Botánico del Instituto de Biología, UNAM. pp 1-10.
- _____, G. and Romo, V. 1987. In IOPB Chromosome Number Reports Taxon. 36 (1): 282-285.
- _____ and Romo, V. 1988. Karyotypic Studies in Two Mexican Species of *Echeandia* Ort. (Liliaceae). The Southwestern Nat. 33: 382-384.
- _____ and Vázquez, R. 1991a. Cytogenetic studies in Mexican population of species of *Crotalaria* L. (Leguminosae-Papilionoideae). Cytologia 56: 343-351.
- _____. 1991b. La importancia en el enfoque interdisciplinario en el conocimiento de los recursos vegetales de México. In: Avances en el estudio de los recursos fitogenéticos de México. Ortega P.R., Palomino G., Castillo F., González V.A. y Livera M. (Eds.) SOMEFI. Chapingo, México. pp 63-68.
- Patil, B. C. y Chennaveeraiah, M.S. 1975. Cytological studies in *Crotalaria incana* L. and *C. mucronata* Desv. The Nucleus, 18: 141-146.
- Pegington, C., and Rees, H. 1970. Chromosome weights and measures in the *Triticinae*. Heredity 25: 195-205.
- Piovano, M.A. and Bernardello, L.M. 1991. Chromosome Numbers in Argentinean *Acanthaceae*. Syst. Bot. 16: 89-97.
- Poggio, L., Wulff, A., Hunziker, H.J. 1986. Chromosome size, nuclear volume and DNA content in *Bulnesia* (Zygophyllaceae). Darwiniana. 27: 25-38.
- _____, y Naranjo, C.A. 1990. Contenido de ADN y Evolución en Plantas Superiores. Acad. Nac. Cs. Exp. Fis. Nat., Buenos Aires, Monografía 5: 27-37.
- Price, J.H. 1976. Evolution of DNA content in Higher Plants. The Botanical Review. 42: 27-45.
- _____. 1988. DNA content variation among higher plants. Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 1248-1257.
- _____. 1991. Ecological Genetics and Air Pollution. Spring-Verlag. pp. 277-287
- Radford, A., W. Dickison, J. Massey, C. Ritchie. 1974. Vascular Plant Systematics. Harper & Row, Publishers. New York, USA. pp. 217-219.
- Ranganath, R.M. and Krishnappa, D.G. 1990. Karyotypic studies in a few species of *Barleria* L. (Acanthaceae) from South India. Cytologia 55: 175-179.

- Rees, H., Cameron, F. M., Hazarika, M.H. & Jones, G.H. 1966. Nuclear variation between diploid angiosperms. *Nature* **211**: 828-830.
- _____, H. and Jones, G.H. 1967. Chromosome evolution in *Lolium*. *Heredity* **22**: 1-18.
- _____, and Hazarika, M. H. 1969. Chromosome evolution in *Lathyrus*. *Chromosomes Today* **2**: 158-165.
- Richards, A.J. 1973. The origin of *Taraxacum* agamospecies. *Bot. J. Linn. Soc.* **66**: 189-211.
- Rieger, R., Michaelis, A., y Green, M.M. 1982. Diccionario de Genética y Citogenética Clásica y Molecular. ed. Alhambra. España. 647p.
- Riley, H.P. 1959. Chromosome studies in *Gasteria* species and hybrids. *Cytologia*. **24**: 438-446.
- _____, 1962. Chromosome studies in some South African Monocotyledons. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **4**: 50-55.
- Romero, A. J. 1988. Estudio Citogenético de *Echeandia leptophylla* Benthham. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Romero, Z.C. 1986. A new method for estimating karyotype asymmetry. *Taxon* **35** (3): 526-530.
- Rose, M.R. and Doolittle, w.f. 1983. Molecular biological mechanisms of speciation. *Science* **220**: 157-162.
- Roy, S. 1971. Cytological study in different members of *Scilla*. *Revue Roumaine d'Embryologie et de Cytologie*. *Cytologia, Jassy*, **8**: 29-35.
- Rzedowski, J. 1981. Vegetación de México. Ed. Limusa. México. 423. p.
- Sáez, F. y Cardoso, H. 1978. Citogenética Básica y Biología de los cromosomas. OEA. Whashington D.C. E.U.A. 124 p.
- Sakya, S.R. and Joshi, K.K. 1990. Karyomorphological studies in some *Primula* species of Nepal Himalaya. *Cytologia* **55**: 571-679.
- Sato, D. 1942. Karyotype alteration and phylogeny in Liliaceae and allied families. *Japan. J. Bot.* **12**: 57-161.
- Schnarf, K. and Wunderlich, R. 1939. Zur vergleichenden Embryologie der Liliaceae - Asphodeloideae. *Flora* **133**: 297-327.
- Schwarzacher, T., P. Ambros and D. Schweizer. 1980. Application of Giemsa banding to orchid karyotype analysis. *Plant Syst. Evol.* **134**: 293-297.
- Sen, S. 1973. Cytotaxonomy of Liliales. *Dept. Bot. Chromosome Res. Univ. of Cal. Ind.* **86**: 255-305.

- Sen, S. 1975. Cytotaxonomy of Liliales. Feddes Repertorium. **86**: 255-305
- Sharma, A.K., and Sharma, A. 1959. Recent Advances in the Study of Chromosomal Alteration with Relation to Speciation. Bot. Rev. **25**: 514-544.
- Sharma, A.K., and Sharma, A. 1972. Chromosome Techniques. Butterworths London. 575 p.
- Sinha, S.S.N. y Roy, H. 1979. Cytological studies in the genus *Phaseolus* I. Mitotic analysis in fourteen species. Cytologia. **44**: 191-199.
- Sokal, R.R., Rohlf, J.F. 1979. Biometria. H.Blume ediciones, Madrid. 832 p.
- Stace, C.A. 1980. Plant taxonomy and biosistematics. Edward Arnold, Pitman Press, Bath.
- Stalker, H.T. 1980. Utilización de especies silvestres para el mejoramiento de los cultivos. *In*: Germen Núm. 4: Boletín de intercambio Técnico y Científico de la SOMEFI, A.C. México, 54 p.
- Stebbins, G.L. 1950. Variation and evolution in plants. Columbia Biological Series. Columbia University, Press, New York. 643 pp.
- Stebbins, G.L. Jr. 1963. Variation and Evolution in Plants. 5Th. printing. XIX 643 pp.
- Stebbins, G. 1971. Chromosomal Evolution in Higher Plants. Edward Arnold, London. 215. p.
- Sumner, A.T. 1983. The role of protein sulphhydryls and disulphides in chromosome structure and condensation. *In*: Kew Chromosome conference II. P.E. Brandham & M.D. Bennett, (eds.) 1-9. George Allen & Unwin.
- Takhtajan, A. 1969. Flowering Plants: Origin and Dispersal. Transl. by Jeffrey, C., Smithsonian Institution. Press, Washington, D.C. 310 p.
- Tamura, M.N. 1990. Biosystematic studies on the genus *Polygonatum* (Liliaceae). I. Karyotype analysis of species indigenous to Japan and its adjacent regions. Cytologia **55**: 443-466.
- Thorne, R.F. 1968. Synopsis of a putatively phylogenetic classification of the flowering plants. Aliso. **6**: 57.
- Vig, B.K. 1965. Quadripartite nature of chromosome at some meiotic stages of *Aloe vera* L. Curr. Sci. **34** :187-188.
- _____. 1968. Spontaneous chromosome abnormalities in root and pollen mother cells in *Aloe vera* L. Bull. Torrey bot. Club. **95**: 254-261.
- Vijayavalli, B. and Mathew, P.M. 1990. Karyomorphology of four morphotypes of *Gloriosa superba* L. from South India. Cytologia **55**: 531-533.
- Vovides, P. A. 1985. El papel de los estudios biosistemáticos en los recursos genéticos.

In: Memorias del seminario sobre la investigación genética básica en el conocimiento y evaluación de los recursos genéticos. Jardín Botánico del Instituto de Biología, UNAM. pp. 107-119.

White, M. 1973. *Animal Cytology and Evolution*. Cambridge University (ed.), 961 p.

Wilson, G.B., Sparrow, A.H., Pond, V. 1959. Sub-chromatid rearrangements in *Trillium erectum*. I. Origin and nature of configurations produced by ionising radiation. *Amer. J. Bot.* 46: 309-316.

CUADROS DEL APENDICE

Cuadro 1. Números cromosómicos informados para las especies de *Echeandia*

GENERO Y ESPECIE	AUTOR Y AÑO	N°CROMOSOMICO
<i>E.longipedicellata</i>	Schnarf, Wunderlich 1939	2n= 16
<i>E.terniflora</i>	Schnarf, Wunderlich 1939	2n= 16
<i>E.gracilis</i>	Cruden 1981	n= 8
<i>E.longipedicellata</i>	Cruden 1981	n= 40
<i>E.mexicana</i>	Cruden 1981	n= 8
<i>E.altipratensis</i>	Cruden 1986	n= 24
<i>E.campechiana</i>	Cruden 1986	n= 24
<i>E.chiapensis</i>	Cruden 1986	n= 8
<i>E.luteola</i>	Cruden 1986	n= 32
<i>E.matudae</i>	Cruden 1986	n= 16
<i>E.leptophylla</i>	Palomino y Romo 1987	2n= 48
<i>E.mexicana</i>	Palomino y Romo 1987	2n= 16
<i>E.nana</i>	Palomino y Romo 1987	2n= 16
<i>E.mcvaughii</i>	Cruden 1987	n= 8
<i>E.occidentalis</i>	Cruden 1987	n= 8
<i>E.parvicapsulata</i>	Cruden 1987	n= 8
<i>E.pihuamensis</i>	Cruden 1987	n= 8
<i>E.robusta</i>	Cruden 1987	n= 8
<i>E.udipratensis</i>	Cruden 1987	n= 40
<i>E.leptophylla</i>	Palomino y Romo 1987	2n= 16
<i>E.nana</i>	Palomino y Romo 1988	2n= 16
<i>E.leptophylla</i>	Romero 1988	2n= 16
<i>E.leptophylla</i>	Romero 1988	2n= 32
<i>E.leptophylla</i>	Romero 1988	2n= 48
<i>E.nana</i>	Martínez 1988	n= 8
<i>E.nana</i>	Martínez 1988	2n= 16
<i>E.smithii</i>	Cruden 1993	n= 8
<i>E.vaginata</i>	Cruden 1993	n= 8
<i>E.montealbanensis</i>	Cruden 1993	n= 8
<i>E.tenuifolia</i>	Cruden 1993	n= 8
<i>E.llanicola</i>	Cruden 1993	n= 16
<i>E.hallbergii</i>	Cruden 1993	n= 32
<i>E.parva</i>	Cruden 1993	n= 8
<i>E.grandiflora</i>	Cruden 1993	n= 8
<i>E.oaxacana</i>	Cruden 1993	n= 8
<i>E.mirandae</i>	Cruden 1993	n= 8
<i>E.altipratensis</i>	Cruden 1994	2n= 48
<i>E.campechiana</i>	Cruden 1994	2n= 48
<i>E.chiapensis</i>	Cruden 1994	2n= 16
<i>E.formosa</i>	Cruden 1994	2n= 80
<i>E.longipedicellata</i>	Cruden 1994	2n= 40
<i>E.luteola</i>	Cruden 1994	2n= 64
<i>E.matudae</i>	Cruden 1994	2n= 32
<i>E.parviflora</i>	Cruden 1994	2n= 16
<i>E.reflexa</i>	Cruden 1994	2n= 32
<i>E.skinneri</i>	Cruden 1994	2n= 48
<i>E.venusta</i>	Cruden 1994	2n= 84
<i>E.vestita</i>	Cruden 1994	2n= 48

Cuadro 2. Valores promedio de cromosomas en 9 células somáticas de 3 poblaciones de *E. echeandioides*, 359, 360 y 321, 2n=16

PAR CROMOSOMICO	LONGITUD (µm)						TAMAÑO RELATIVO (L%)	RELACION DE BRAZOS (r)	POSICION DEL CENTROMERO
	TOTAL ± EE	BRAZO LARGO ± EE	BRAZO CORTO ± EE	TOTAL ± EE	BRAZO LARGO ± EE	BRAZO CORTO ± EE			
1*	9.57	2.07	6.09	1.32	3.48	0.75	8.813	1.75	sm
1*	7.81	1.69	4.91	1.06	2.90	0.63	7.192	1.69	sm
2*	8.68	1.77	6.08	1.32	2.60	0.56	7.993	2.34	sm
2*	7.81	1.69	4.78	1.03	3.03	0.66	7.192	1.58	sm
3	7.81	1.69	4.78	1.03	3.03	0.66	7.192	1.58	m
4	7.81	1.69	5.07	1.10	2.74	0.60	7.192	1.85	sm
5*	7.81	1.69	4.92	1.07	2.88	0.63	7.192	1.71	m
5*	6.97	1.51	3.49	0.75	3.49	0.75	6.419	1.00	m
6	6.10	1.32	3.35	1.73	2.74	0.60	5.618	1.22	m
7	4.31	0.94	2.32	0.50	1.99	0.43	3.997	1.17	m
8	3.91	0.85	2.18	0.47	1.73	0.38	3.601	1.26	m
1	7.83	1.70	4.35	0.94	3.48	0.75	9.138	1.25	m
2	6.10	1.32	4.36	0.89	1.74	0.38	7.119	2.51	sm
3	6.10	1.32	4.36	0.89	1.74	0.38	7.119	2.51	sm
4	5.66	1.22	3.92	0.85	1.74	0.38	6.605	2.25	sm
5	4.79	1.04	3.49	0.75	1.30	0.38	5.585	2.68	sm
6*	4.77	1.03	2.60	0.56	2.17	0.47	5.567	1.20	m
6*	2.60	0.56	1.31	0.28	1.29	0.28	3.034	1.02	m
7	4.77	1.03	2.61	0.57	2.17	0.47	5.567	1.20	m
8	2.60	0.56	1.31	0.28	1.30	0.28	4.563	2.01	sm
1	3.92	0.85	2.18	0.47	1.74	0.38	8.340	1.25	m
2	3.48	0.75	2.61	0.57	0.85	0.18	7.404	3.07	st
3	3.48	0.75	2.17	0.22	1.31	0.28	7.404	1.66	sm
4	3.05	0.66	2.17	0.22	0.88	0.19	6.489	2.47	sm
5	3.05	0.66	2.18	0.47	0.88	0.19	6.489	2.48	sm
6	2.61	0.57	1.31	0.28	1.31	0.28	5.553	1.00	m
7	2.17	0.47	1.30	0.28	0.87	0.19	4.618	1.49	m
8	1.74	0.38	0.88	0.19	0.86	0.19	3.703	1.02	m

* Cromosomas heteromórficos

Cuadro 3. Valores promedio de cromosomas en 9 células somáticas de *E. hintonii*, 308, 2n=16

PAR CROMOSOMICO	LONGITUD (µm)						TAMAÑO RELATIVO (L%)	RELACION DE BRAZOS (r)	POSICION DEL CENTROMERO
	TOTAL ± EE		BRAZO LARGO ± EE		BRAZO CORTO ± EE				
1	3.47	0.75	2.17	0.47	1.30	0.28	7.547	1.67	m
2	3.47	0.75	1.89	0.41	1.59	0.34	7.547	1.19	m
3	3.04	0.66	2.17	0.47	0.87	0.19	6.612	2.49	sm
4	3.04	0.66	2.17	0.47	0.87	0.19	6.612	2.49	sm
5	3.04	0.66	2.17	0.47	0.87	0.19	6.612	2.49	sm
6	2.60	0.56	1.30	0.28	1.30	0.28	5.655	1.00	m
7	2.60	0.56	1.30	0.28	1.30	0.28	5.655	1.00	m
8	1.73	0.37	0.86	0.19	0.86	0.19	3.760	1.00	m

Cuadro 4. Valores promedio de cromosomas en 9 células somáticas de 3 poblaciones de *E. mexicana*, 236, 357 y 284, 2n=16

PAR CROMOSOMICO	L O N G I T U D (µm)						TAMAÑO RELATIVO (L%)	RELACION DE BRAZOS (r)	POSICION DEL CENTROMERO
	TOTAL ± EE	BRAZO LARGO ± EE	BRAZO CORTO ± EE						
1	5.66	1.22	3.91	0.85	1.74	0.38	8.132	2.25	sm
2	5.21	1.13	3.91	0.85	1.30	0.28	7.486	3.00	st
3	4.79	1.04	3.49	0.76	1.30	0.28	6.882	2.68	sm
4	4.79	1.04	3.49	0.76	1.30	0.28	6.882	2.68	sm
5	3.91	0.85	2.61	0.57	1.30	0.28	5.618	2.00	sm
6	3.48	0.75	1.74	0.38	1.74	0.38	5.000	1.00	m
7	3.48	0.75	1.74	0.38	1.74	0.38	5.000	1.00	m
8	3.48	0.75	2.61	0.56	0.87	0.19	5.000	3.00	st
1	4.78	1.03	3.05	0.66	1.73	0.37	7.521	1.76	sm
2	4.43	0.96	3.04	0.66	1.39	0.30	6.969	2.19	sm
3	4.35	0.94	3.05	0.66	1.30	0.28	6.844	2.35	sm
4	4.35	0.94	2.90	0.63	1.45	0.32	6.844	2.00	m
5	4.08	0.89	2.04	0.44	2.04	0.44	6.419	1.00	m
6	3.48	0.75	2.18	0.47	1.30	0.28	5.475	1.68	sm
7	3.26	0.71	1.73	0.33	1.53	0.37	5.129	1.13	m
8	3.05	0.66	2.18	0.47	0.87	0.19	4.799	2.51	sm
1	5.23	1.13	3.49	0.75	1.74	0.38	7.813	2.01	sm
2	5.23	1.13	3.49	0.75	1.74	0.38	7.813	2.01	sm
3	4.78	1.04	3.48	0.75	1.30	0.28	7.141	2.68	sm
4	4.78	1.04	3.48	0.75	1.30	0.28	7.141	2.68	sm
5	3.92	0.85	3.05	0.66	0.87	0.19	5.856	3.51	st
6	3.47	0.75	2.17	0.47	1.30	0.28	5.184	1.67	sm
7	3.03	0.66	1.73	0.38	1.30	0.28	4.526	1.33	m
8	3.03	0.66	1.73	0.38	1.30	0.28	4.526	1.33	m

Cuadro 5. Valores promedio de cromosomas en 9 células somáticas de *E. montealbanensis*, 4015 y *E. pubescens* 482, 2n=16

PAR CROMOSOMICO	LONGITUD (µm)						TAMAÑO RELATIVO (L %)	RELACION DE BRAZOS (r)	POSICION DEL CENTROMERO
	TOTAL ± EE	BRAZO LARGO ± EE	BRAZO CORTO ± EE	TOTAL ± EE	BRAZO LARGO ± EE	BRAZO CORTO ± EE			
1	5.65	1.22	3.48	0.75	2.17	0.47	9.861	1.60	m
2	4.35	0.94	1.48	0.75	0.87	0.19	7.592	4.00	st
3	4.33	0.94	2.60	0.56	1.73	0.38	7.558	1.50	m
4	3.90	0.85	2.60	0.56	1.30	0.28	6.806	2.00	sm
5	3.47	0.75	2.17	0.47	1.30	0.28	6.056	1.67	sm
6	2.61	0.56	1.74	0.38	0.87	0.19	4.555	2.00	sm
7	2.60	0.56	1.45	0.32	1.16	0.25	4.538	1.25	m
8	1.74	0.38	0.87	0.19	0.87	0.19	3.034	1.00	m
1	8.70	1.88	5.22	1.13	3.48	0.75	8.938	1.50	m
2	7.83	1.70	5.22	1.13	2.61	0.56	8.044	2.00	sm
3	7.39	1.60	4.78	1.04	2.61	0.56	7.592	1.83	sm
4	6.95	1.51	4.78	1.04	2.17	0.47	7.139	2.20	sm
5	5.21	1.13	3.04	0.66	2.17	0.47	5.352	1.40	m
6	5.21	1.13	3.91	0.85	1.30	0.28	5.352	3.00	st
7	3.91	0.85	2.17	0.47	1.74	0.38	4.018	1.25	m
8	3.47	0.75	2.17	0.47	1.30	0.28	3.565	1.67	sm

Cuadro 6. Valores promedio en 9 mediciones de células de 3 poblaciones de *E. reflexa*, 260, 290 y 292, 2n=16

PAR CROMOSOMICO	L O N G I T U D (µm)						TAMAÑO RELATIVO (L %)	RELACION DE BRAZOS (r)	POSICION DEL CENTROMERO
	TOTAL ± EE	BRAZO LARGO ± EE	BRAZO CORTO ± EE						
1	4.78	1.04	3.04	0.66	1.74	0.38	8.742	1.75	sm
2	4.78	1.04	3.04	0.66	1.74	0.38	8.742	1.75	sm
3	3.91	0.85	3.04	0.66	0.87	0.19	7.151	3.49	st
4	3.46	0.75	2.60	0.56	0.86	0.19	6.328	3.02	st
5	3.04	0.66	2.17	0.47	0.87	0.19	5.559	2.49	sm
6	2.61	0.56	1.74	0.38	0.87	0.19	4.773	2.00	sm
7	2.60	0.47	1.30	0.28	0.86	0.19	3.950	1.51	m
8	2.16	0.56	1.30	0.28	1.30	0.28	4.755	1.00	m
1	3.90	0.85	2.60	0.56	1.30	0.28	8.816	2.00	sm
2	3.04	0.66	2.17	0.47	0.87	0.19	6.872	2.49	sm
3	3.04	0.56	1.74	0.38	0.87	0.19	5.899	2.00	sm
4	3.03	0.66	2.17	0.47	0.87	0.19	6.872	2.49	sm
5	2.61	0.66	1.74	0.38	1.30	0.28	6.849	1.34	m
6	2.60	0.47	1.30	0.28	0.86	0.19	4.882	1.51	m
7	2.16	0.56	1.30	0.28	1.30	0.28	5.877	1.00	m
8	1.74	0.38	0.87	0.19	0.87	0.19	3.933	1.00	m
1	8.69	1.88	6.52	1.41	2.17	0.47	8.934	3.00	sm
2*	8.69	1.88	6.69	1.18	2.00	0.43	8.934	3.35	st
2*	7.82	1.70	5.65	1.22	2.17	0.47	8.039	2.60	st
3	7.38	1.60	5.21	1.13	2.17	0.47	7.587	2.40	sm
4	6.52	1.41	4.78	1.03	1.74	0.38	6.703	2.75	sm
5	4.77	0.94	2.17	0.47	2.17	0.47	4.462	1.00	m
6	4.34	1.03	2.60	0.56	2.17	0.47	4.904	1.20	m
7	4.34	0.94	2.17	0.47	2.17	0.47	4.462	1.00	m
8	4.34	0.94	2.17	0.47	2.17	0.47	4.462	1.00	m

* Cromosomas heteromórficos.

Cuadro 7. Valores promedio de cromosomas en 9 mediciones de células somáticas de *E. tenuis*, 356 y 484, 2n=16

PAR CROMOSOMICO	LONGITUD (µm)					TAMAÑO RELATIVO (L%)	RELACION DE BRAZOS (r)	POSICION DEL CENTROMERO
	TOTAL ± EE	BRAZO LARGO ± EE	BRAZO CORTO ± EE					
1	5.22 1.13	3.05 0.66	2.17 0.47			8.979	1.41	m
2	3.91 0.85	2.17 0.47	1.74 0.38			6.726	1.25	m
3	3.91 0.85	2.17 0.47	1.74 0.38			6.726	1.25	m
4*	3.48 1.04	2.68 0.49	0.80 0.17			5.987	3.35	st
4*	3.37 0.73	2.57 0.38	0.80 0.17			5.797	3.21	st
5	3.46 0.75	2.26 0.56	1.20 0.26			5.952	1.88	sm
6	3.05 0.66	1.75 0.38	1.30 0.28			5.247	1.35	m
7	3.05 0.66	1.75 0.38	1.30 0.28			5.247	1.35	m
8	3.04 0.66	1.94 0.42	1.10 0.24			5.229	1.76	sm
1	6.95 1.51	4.79 1.03	2.17 0.47			9.153	2.21	sm
2*	6.09 1.32	4.00 0.87	2.09 0.45			8.021	1.91	sm
2*	6.09 1.32	4.35 0.94	1.74 0.38			8.021	2.50	sm
3*	6.09 1.32	4.76 1.03	1.33 0.29			8.021	3.58	st
3*	5.66 1.22	4.36 0.94	1.30 0.28			7.454	3.35	st
4	5.23 1.13	3.49 1.04	1.34 0.30			6.888	2.60	sm
5	4.35 0.94	3.05 0.66	1.30 0.28			5.729	2.35	sm
6	3.92 0.85	2.18 0.47	1.74 0.38			5.163	1.25	m
7	3.48 0.75	2.18 0.47	1.30 0.28			4.583	1.68	sm
8	2.07 0.45	1.31 0.28	1.30 0.28			2.726	1.01	m

* Cromosomas heteromórficos

Cuadro 8. Valores promedio* para la Longitud Total de la Cromatina (LTC) en 14 poblaciones de 7 especies diploides ($2n = 16$) de *Echeandía*

ESPECIE	POBLACION	L T C		
		\bar{x}_1	\bar{x}_2	\bar{x}_3
<i>E. echeandioides</i>	359	108.61	108.58	108.53
<i>E. echeandioides</i>	360	85.65	85.65	85.79
<i>E. echeandioides</i>	321	46.86	47.04	47.06
<i>E. hintonii</i>	308	45.96	46.14	45.98
<i>E. mexicana</i>	236	69.48	69.54	69.76
<i>E. mexicana</i>	357	62.24	64.16	64.28
<i>E. mexicana</i>	284	66.88	67.02	66.96
<i>E. montealbanensis</i>	4015	57.30	57.42	57.34
<i>E. pubescens</i>	482	97.34	97.46	97.38
<i>E. reflexa</i>	260	54.68	54.80	54.72
<i>E. reflexa</i>	290	44.24	44.36	44.28
<i>E. reflexa</i>	292	97.27	97.34	97.34
<i>E. tenuis</i>	356	58.04	58.08	58.22
<i>E. tenuis</i>	484	75.81	75.89	76.09

* Obtenido de 3 células de 3 plantas por población.

Cuadro 9. Análisis de la varianza para la Longitud Total de la Cromatina (LTC) diploide de 14 poblaciones de 7 especies de *Echeandia* $2n=16$

FACTOR DE VARIACION	SC	GL	CM	F _{exp}
LONGITUD TOTAL DE LA CROMATINA $2n=16$	16837.3	13	1295.18	12829.00*

*Significativo a $P < 0.0001$

Cuadro 10. Prueba de Tukey para comparación múltiple de medias de la Longitud Total de la Cromatina (LTC) diploide ($2n= 16$) en 14 poblaciones de 7 especies de *Echeandia*

ESPECIE	POBLACION	\bar{x} De la LTC	INTERVALOS POR AGRUPAMIENTO DE TUKEY*	
<i>E. echeandioides</i>	359	108.59	108.214 - 108.966	———
<i>E. echeandioides</i>	360	85.69	85.314 - 86.066	———
<i>E. echeandioides</i>	321	46.99	46.614 - 47.366	———
<i>E. hintonii</i>	308	45.98	45.604 - 46.356	———
<i>E. mexicana</i>	236	69.60	69.224 - 69.976	———
<i>E. mexicana</i>	357	63.56	63.184 - 63.936	———
<i>E. mexicana</i>	284	66.96	66.584 - 67.336	———
<i>E. montealbanensis</i>	4015	57.30	56.924 - 57.676	———
<i>E. pubescens</i>	482	97.34	96.964 - 97.716	———
<i>E. reflexa</i>	260	54.68	54.304 - 55.056	———
<i>E. reflexa</i>	290	44.24	43.864 - 44.616	———
<i>E. reflexa</i>	292	97.27	96.894 - 97.646	———
<i>E. tenuis</i>	356	58.13	57.754 - 58.506	———
<i>E. tenuis</i>	484	75.93	75.554 - 76.306	———

* Las líneas indican las LTC diferentes a $P < 0,05$

Cuadro 11. Tipo, frecuencia de bivalentes (IIs), Tetravalentes (IV) y su frecuencia* de aparición en células madres del polen (CMP) de 3 poblaciones de *E. echeandioides*

POBLACION	TIPO DE II		TIPO DE IV		Fq	CELULAS (%)
	Ila	Ilc	IVa	IVc		
ESTADO DE MEXICO 359	5	1	1		15	20.51
	4	2		1	13	12.82
	5	1		1	14	11.54
	6		1		16	11.54
	5	3			13	10.26
	3	3	1		13	8.97
	4	1	1		13	8.97
	7	1			15	7.69
	3	5			11	7.69
ESTADO DE MEXICO 360	5	3			13	16.87
	4	4			12	14.46
	7	1			15	14.46
	8				16	14.46
			8		8	13.25
	2	6			10	13.25
	6		1		16	13.25
ESTADO DE GUERRERO 321	8				16	69.57
	3	5			11	15.94
	2	6			10	14.49

Ila Bivalente en anillo

IVa Tetravalente en anillo.

Ilc Bivalente en cadena

IVc Tetravalente en cadena.

Fq Frecuencia de Quiasmas por célula.

* Obtenida de 168 CMP de 3 plantas por población.

Cuadro 12. Tipo, frecuencia de bivalentes (IIs) y su frecuencia* de aparición en células madres del polen (CMP) de *E. hintonii* 308 y *E. mexicana* poblaciones 236, 357 y 284

POBLACION	TIPO DE II		Fq	CELULAS %
	Ila	Ilc		
ESTADO DE GERRERO 308	6	2	14	33.95
	4	4	12	33.33
	7	1	15	32.72
ESTADO DE MEXICO 236	5	3	13	50.81
	1	7	9	49.19
ESTADO DE MEXICO 357	5	3	13	23.26
	3	5	11	20.93
	6	2	14	18.60
	7	1	15	18.60
	2	6	10	18.60
ESTADO DE HIDALGO 284	6	2	14	21.84
	3	5	11	18.39
	7	1	15	16.09
	5	3	13	14.94
	4	4	12	14.94
	2	6	10	13.79

Ila bivalente en anillo.

Ilc bivalente en cadena.

Fq Quiasmas por célula.

* Obtenida de 168 CMP de 3 plantas por población.

Cuadro 13. Tipo, Frecuencia de bivalentes (IIs) y su frecuencia* de aparición en células madres del polen (CMP) de *E. montealbanensis* 4015 y *E. pubescens* 482

POBLACION	TIPO DE II		Fq	CELULAS %
	Ila	Ilc		
ESTADO DE OAXACA 4015	6	2	14	21.84
	3	5	11	18.39
	7	1	15	16.09
	5	3	13	14.94
	4	4	12	14.94
	2	6	10	13.79
ESTADO DE MEXICO 482	6	2	14	19.78
	7	1	15	14.29
	4	4	12	14.29
	8		16	13.19
	3	5	11	13.19
	5	3	13	13.19
	2	6	10	12.09

Ila bivalente en anillo.

Ilc bivalente en cadena.

Fq Quiasma por célula.

* Obtenida de 168 CMP de 3 plantas por población.

Cuadro 14. Tipo, frecuencia de bivalentes (IIs) y su frecuencia* de aparición en células madres del polen (CMP) de 3 poblaciones de *E. reflexa*

POBLACION	TIPO DE II		Fq	CELULAS %
	Ila	Iic		
ESTADO DE HIDALGO 260	7	1	15	18.18
	6	2	14	16.16
	8	16	16	14.14
	4	4	12	14.14
	5	3	13	14.14
	3	5	11	12.12
	2	6	10	11.11
ESTADO DE HIDALGO 290	4	4	12	22.73
	6	2	14	19.32
	7	1	15	12.50
	5	3	13	11.36
	2	6	10	10.23
	8		16	9.09
	3	5	11	7.95
	1	7	9	6.82
ESTADO DE HIDALGO 292	5	3	13	28.41
	4	4	12	22.73
	6	2	14	21.59
	7	1	15	14.77
	3	5	11	12.50

Ila bivalente en anillo.

Iic bivalente en cadena.

Fq Quiasma por célula.

* Obtenido de 168 CMP de 3 plantas por población.

Cuadro 15. Tipo, frecuencia de bivalentes (IIs) y su frecuencia* de aparición en células madres del polen (CMP) de *E.tenuis*

POBLACION	TIPO DE II		Fq	CELULAS %
	Ila	Ilc		
ESTADO DE MEXICO 356	3	5	11	25.96
	2	6	10	25.96
	4	4	12	23.08
	1	7	9	8.65
	6	2	14	8.65
	5	3	13	8.65
ESTADO DE MEXICO 484	6	2	14	19.48
	4	4	12	19.48
	5	3	13	18.18
	7	1	15	15.58
	8		16	11.69
	2	6	10	7.79
	3	5	11	7.79

Ila bivalente en anillo.

Ilc bivalente en cadena.

Fq Quiasmas por célula.

* Obtenida de 168 CMP de 3 plantas por población .

Cuadro 16. Valores promedio de 3 repeticiones de bivalentes en anillo (IIa) de 4 especies de *Echeandia*

ESPECIE	BIVALENTES EN ANILLO (IIa)		
	\bar{x}_1	\bar{x}_2	\bar{x}_3
<i>E. echeandioides</i>	4.69	4.61	5.12
<i>E. mexicana</i> *	3.02	4.58	4.56
<i>E. reflexa</i> *	5.12	4.67	5.02
<i>E. tenuis</i> +	3.32	5.13	—

* Obtenido de 504 células de 9 plantas por especie.

+ Obtenido de 336 células de 6 plantas por especie.

Cuadro 17. Análisis de varianza desbalanceado en bivalentes en anillo (IIa) de poblaciones de *E. echeandioides*, *E. reflexa*, *E. tenuis* (n= 8)

FUENTE DE VARIACION	SC	GL	CM	Fexp.
BIVALENTES EN ANILLO (IIa)	1.618	3	0.5393	1.07*

*No significativo.

Cuadro 18. Prueba de Tukey para comparacion múltiple de medias de bivalentes en anillo (IIa) en 4 especies de *Echeandia*

ESPECIE	\bar{x} DE (IIa)	INTERVALO POR AGRUPAMIENTO DE TUKEY (P> 0.05)
<i>E. echeandioides</i>	4.81	3.8—5.8
<i>E. mexicana</i>	4.23	3.0—5.4
<i>E. reflexa</i>	4.05	3.1—5.0
<i>E. tenuis</i>	4.95	3.9—5.9

BIVALENTES EN ANILLO (IIa)

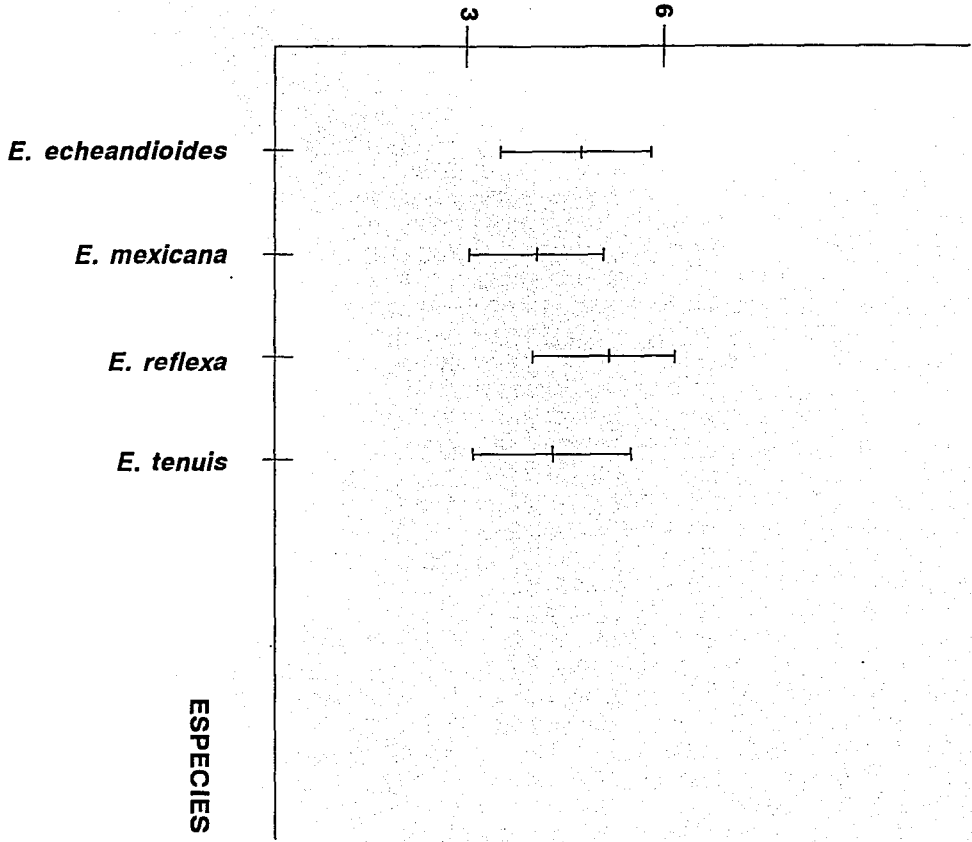


Figura 1. Intervalos de confianza de la mínima diferencia significativa de Tukey ($P < 0.05$), de bivalentes en anillo en 4 especies de *Echeandia* $n = 8$.

Cuadro 19. Valores promedio de 3 repeticiones de bivalentes en cadena (IIC) de 4 especies de *Echeandia*

ESPECIE	BIVALENTES (IIC)		
	\bar{x}_1	\bar{x}_2	\bar{x}_3
<i>E. echeandioides</i> *	1.82	3.11	2.88
<i>E. mexicana</i> *	3.02	4.58	4.56
<i>E. reflexa</i> *	2.90	3.33	2.98
<i>E. tenuis</i> +	4.68	2.88	---

* Obtenida de 504 células de 9 plantas por especie.

+ Obtenida de 336 células de 6 plantas por especie.

Cuadro 20. Análisis de varianza desbalanceado en bivalentes en cadena (IIC) de poblaciones de *E. echeandioides*, *E. mexicana*, *E. reflexa* y *E. tenuis* (n= 8)

FUENTE DE VARIACION	SC	GL	CM	Fexp.
BIVALENTES EN CADENA (IIC)	3.329	3	1.110	1.82*

* No significativo.

Cuadro 21. Prueba de Tukey para la comparación múltiple de medias de bivalentes en cadena (IIC) en 4 especies de *Echeandia*

ESPECIE	\bar{x} DE (IIC)	INTERVALO POR AGRUPAMIENTO DE TUKEY (P< 0.05)
<i>E. echeandioides</i>	2.60	1.53—3.67
<i>E. mexicana</i>	3.78	3.05—4.50
<i>E. reflexa</i>	3.95	2.88—5.01
<i>E. tenuis</i>	3.07	2.00—4.13

BIVALENTES EN CADENA (IIC)

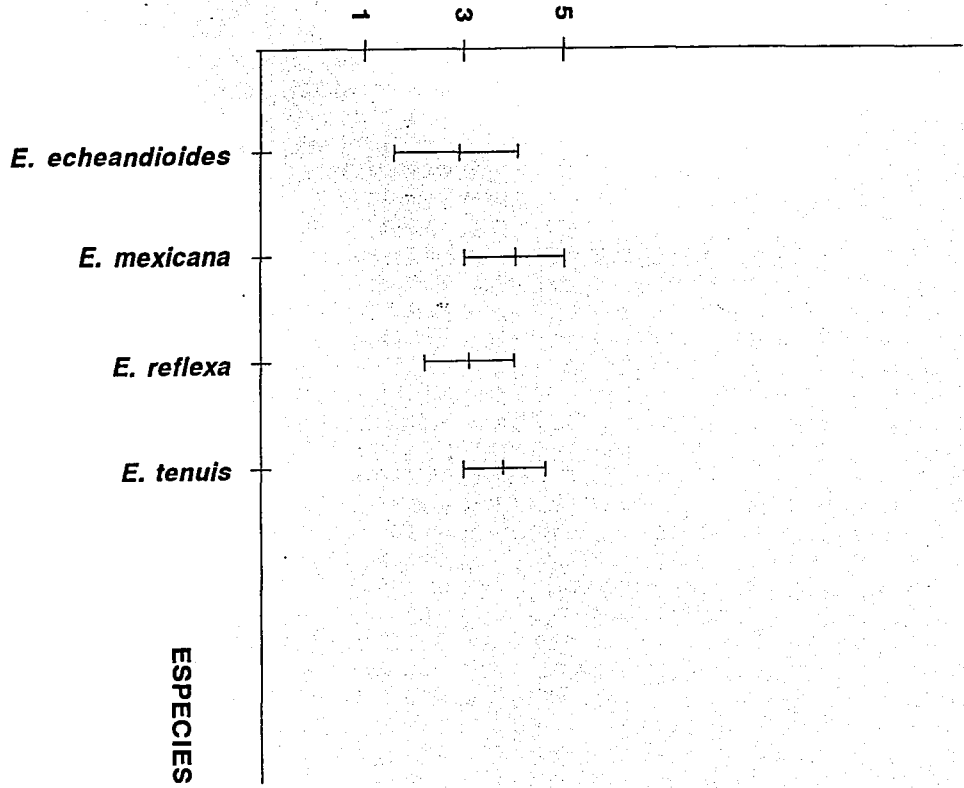


Figura 2. Intervalos de confianza de la mínima diferencia significativa de Tukey ($P < 0.05$), de bivalentes en cadena en 4 especies de *Echeandia* $n = 8$

Cuadro 22. Valores promedio de frecuencia de quiasmas por núcleo (Fq) en 4 especies de *Echeandia*

ESPECIE	QUIASMAS POR NUCLEO (Fq)		
	\bar{X}_1	\bar{X}_2	\bar{X}_3
<i>E. echeandioides</i> *	13.76	12.89	13.21
<i>E. mexicana</i> *	11.02	12.58	12.57
<i>E. reflexa</i> *	13.15	12.67	13.02
<i>E. tenuis</i> +	11.32	13.13	—

* Obtenida de 504 células de 9 plantas por especie.

+ Obtenida de 336 células de 6 plantas por especie.

Cuadro 23. Análisis de varianza desbalanceado de la frecuencia de quiasmas por núcleo (Fq) de poblaciones de *E. echeandioides*, *E. mexicana*, *E. reflexa* y *E. tenuis*

FACTOR DE VARIACION	SC	GL	CM	Fexp.
QUIASMAS POR NUCLEO (Fq)	2.896	3	0.965	1.796*

* No significativo.

Cuadro 24. Prueba de Tukey para la comparación múltiple de medias de la frecuencia de quiasmas por núcleo (Fq) de 4 especies de *Echeandia*

ESPECIE	\bar{X} DE Fq	INTERVALO POR AGRUPAMIENTO DE TUKEY (P < 0.05)
<i>E. echeandioides</i>	13.29	12.32 — 14.25
<i>E. mexicana</i>	12.06	11.09 — 13.02
<i>E. reflexa</i>	12.95	11.98 — 13.91
<i>E. tenuis</i>	12.23	11.04 — 13.41

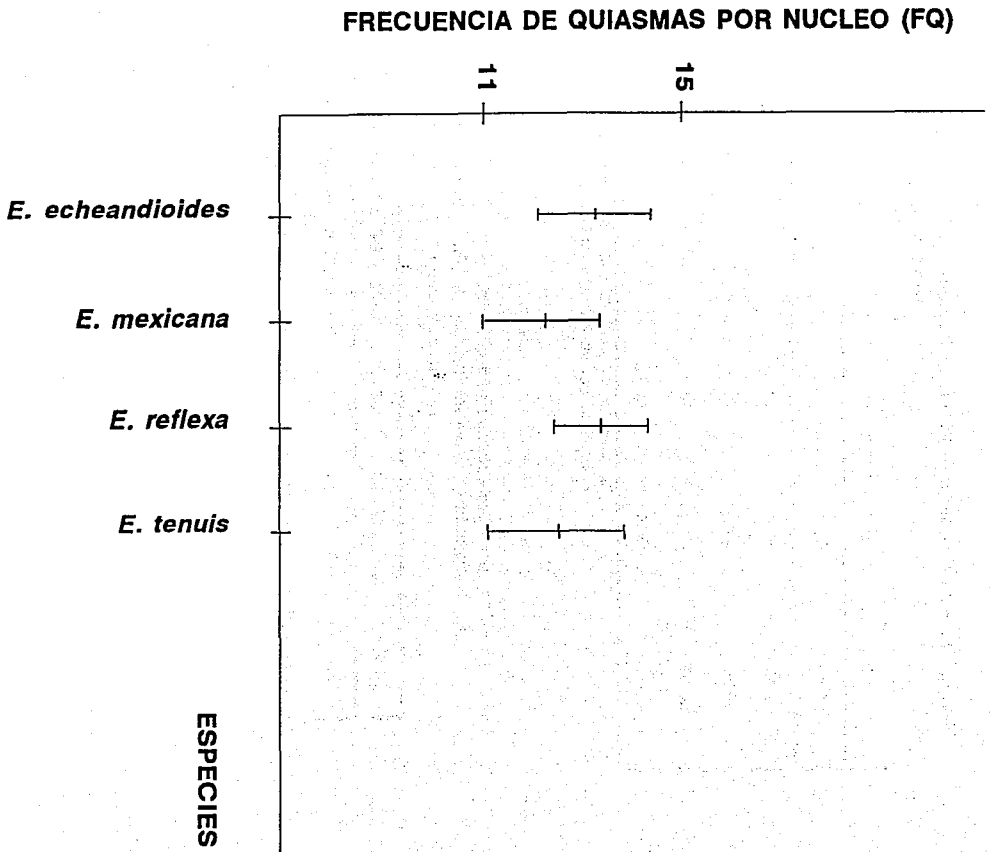


Figura 3. Intervalo de confianza de la mínima diferencia significativa de Tukey ($P < 0.05$), de la frecuencia de quiasmas por núcleo en 4 especies de *Echeandia* $n = 8$.

Cuadro 25. Valores promedio del índice de recombinación (IR) en 4 especies de *Echeandia*

ESPECIE	INDICE DE RECOMBINACION (IR)		
	\bar{x}_1	\bar{x}_2	\bar{x}_3
<i>E. echeandioides</i> *	21.76	20.89	21.21
<i>E. mexicana</i> *	19.02	20.58	20.57
<i>E. reflexa</i> *	21.15	20.67	21.02
<i>E. tenuis</i> +	19.32	21.23	---

* Obtenida de 504 células de 9 plantas por especie.

+ Obtenida de 336 células de 6 plantas por especie.

Cuadro 26. Análisis de varianza desbalanceado del índice de recombinación (IR) de poblaciones de *E. echeandioides*, *E. mexicana*, *E. reflexa* y *E. tenuis*

FACTOR DE VARIACION	SC	GL	CM	Fexp.
INDICE DE RECOMBINACION (IR)	2.81	3	0.937	1.66*

* No significativo.

Cuadro 27. Prueba de Tukey para la comparación múltiple de medias del índice de recombinación (IR) de 4 especies de *Echeandia*

ESPECIE	\bar{x} DE IR	INTERVALO POR AGRUPAMIENTO DE TUKEY (P < 0.05)
<i>E. echeandioides</i>	21.29	20.32 — 22.25
<i>E. mexicana</i>	20.06	19.09 — 21.02
<i>E. reflexa</i>	20.95	19.98 — 21.91
<i>E. tenuis</i>	20.28	19.09 — 21.46

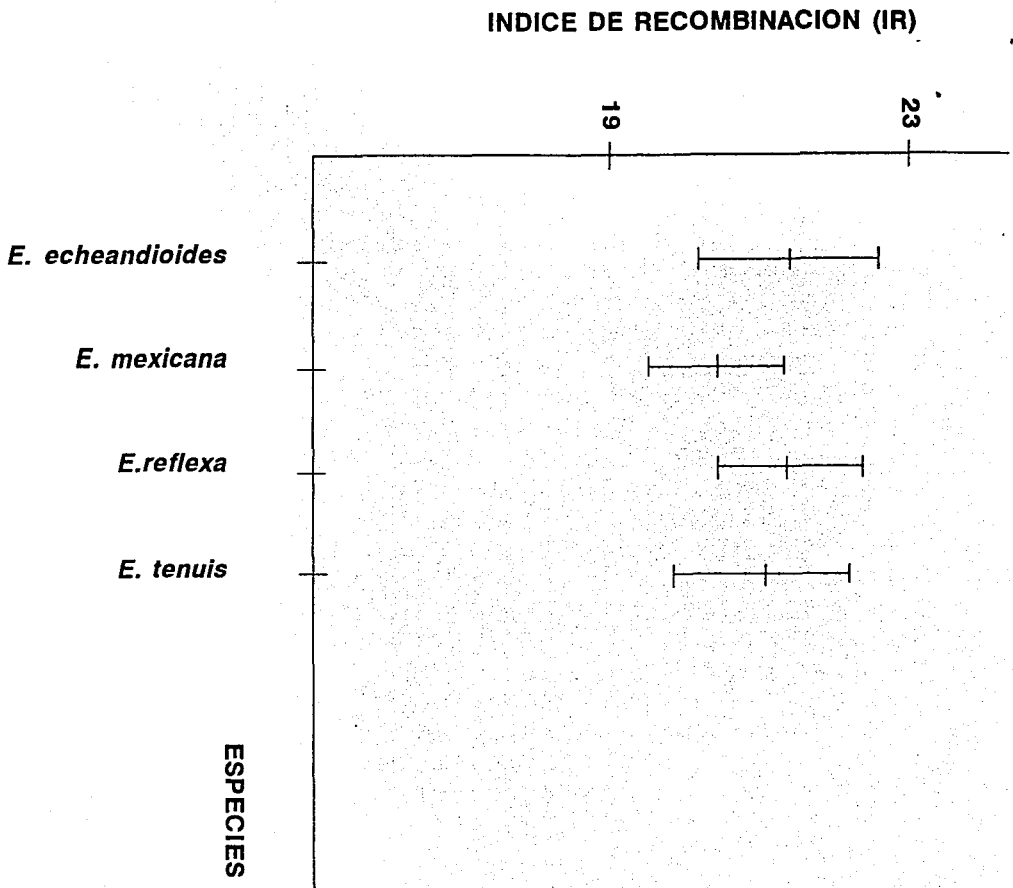


Figura 4. Intervalo de confianza de la mínima diferencia significativa de Tukey ($P < 0.05$), del índice de recombinación de 4 especies de *Echeandia* $n = 8$.